UNTERSUCHUNGEN ÜBER BAU UND LEISTUNG DES VERDAUUNGSTRAKTS VON WEISSZAHNSPITZMÄUSEN (MAMMALIA: SORICIDAE, CROCIDURINAE) UNTERSCHIEDLICHER KÖRPERGRÖSSE

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem. -Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

ADELHEID GERAETS
aus
STRASSBURG

BONN 1980

UNTERSUCHUNGEN ÜBER BAU UND LEISTUNG DES VERDAUUNGSTRAKTS VON WEISSZAHNSPITZMÄUSEN (MAMMALIA: SORICIDAE, CROCIDURINAE) UNTERSCHIEDLICHER KÖRPERGRÖSSE

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Mathem. -Naturw. Fakultät
der
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität
zu
BONN

vorgelegt von

ADELHEID GERAETS

aus

STRASSBURG

BONN 1980

Angefertigt mit der Genehmigung der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Bonn

Referent: Prof. Dr. J. Nietham
Korreferent: Prof. Dr. W. Kloft

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Druck: Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Inhaltsverzeichnis

		Seite
A)	Einleitung	5
B)	Material und Methoden	8
C)	Ergebnisse	21
	1. Morphologischer Teil	21
	1.1. Speicheldrüsen	25
	1.2. Magen	27
	1.2.1. Variation von Magenform und -größe	27
	1.2.2. Verteilung der Magendrüsen	27
	1.2.3. Länge und Dichte der Magendrüsen bei Crocidura russula und Suncus etruscus	30
	1.3. Darm	31
	1.3.1. Größenvariation	31
	1.3.2. Darmlänge, -durchmesser und -volumen, Serosafläche	32
	1.3.3. Zottenmorphologie, Zottenmaße und -dichte	36
	1.3.4. Zottenoberfläche und -volumen	41
	1.3.5. Anteil des Darmwandvolumens am Darmvolumen, Nettodarmvolumen	47
	1.3.6. Größe der Gesamtmucosafläche und Verhältnis von Mucosa- zu Serosafläche	51
	1.3.7. Größe und Verteilung Peyerscher Platten	54
	2. Physiologischer Teil	59
	2.1. Beobachtungen zu Verhaltensweisen, die im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme und Verdauung stehen	59
	2.1.1. Überwältigung von Beutetieren bei Suncus etruscus	59

2.1.2. Wiederkauen 61
2.1.3. Enddarmlecken 62
2.2. Wanderungsgeschwindigkeit des Nahrungsbreis in Magen und Darm bei Crocidura russula 65
2.3. Gesamtdauer der Verdauung (Durchgangszeit) 67
2.3.1. Durchgangszeit am Tag und in der Nacht 67
2.3.2. Durchgangszeit bei jungen Spitzmäusen 69
2.3.3. Verhältnis von Durchgangszeit und Aktivitätsmuster 71
2.4. Kotfrequenz 74
2.5. Durchgangsgeschwindigkeit 75
2.6. Konsistenz und Farbe des Kots bei Suncus murinus, Veränderung bei Hunger 76
3. Beziehungen zwischen morphologischen Eigenschaften des Darmtraktes, Parametern der Verdauung und dem Körpergewicht 77
D) Diskussion 80
1. Untersuchungsmethoden 80
1.1. Zur Problematik von Längenmessungen am Verdauungstrakt 80
1.2. Techniken der Oberflächenbestimmungen der Darmmucosa 82
1.3. Methoden zur Bestimmung der Durchgangszeit 87
2. Untersuchungsergebnisse 90
2.1. Zur möglichen Rolle des Speichels bei Beutefang und Wiederkauen und zur Funktion des Enddarmleckens 90
2.2. Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit 93
2.3. Leistungsfähigkeit des Verdauungstraktes, Körpergröße und Energiebedarf 102
E) Zusammenfassung 111
F) Literatur 114

A. Einleitung

Weißzahnspitzmäuse (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) weisen ein recht weites Spektrum unterschiedlicher Körpergrößen auf. Unter ihnen ist die Etruskerspitzmaus, Suncus etruscus, mit Adultgewichten von weniger als zwei Gramm die leichteste. Tropische Arten wie Suncus murinus (Südasien) oder Crocidura odorata (Westafrika) können das zwanzig- bis fünfzigfache Gewicht erreichen.

Es ist seit langem bekannt, daß Warmblüter unterschiedlichen Körpergewichts unterschiedliche energetische Bedürfnisse pro Körpergewichtseinheit haben. Dies ist durch zahlreiche Sauerstoffverbrauchsmessungen und Bestimmungen der Wärmeabgabe von Spitzmäusen bis zu Elefanten bestätigt worden. Die Umsatzrate ändert sich nicht proportional zum Körpergewicht W, sondern folgt einer metabolischen Körpergröße von $W^{3/4}$ (KLEIBER 1967). Das heißt, daß die Umsatzrate pro Körpergewichtseinheit bei abnehmendem Körpergewicht steigt.

Innerhalb der Crocidurinen ist diese Beziehung anhand von Messungen des Sauerstoffverbrauchs oder der Wärmeproduktion durch verschiedene Autoren (HAWKINS et al. 196o, WEIBEL et al. 1971, BALAKRISHNAN et al. 1972 u. 1974, DRYDEN et al. 1974, VOGEL 1976, FONS u. SICART 1976, NAGEL 1977) erwiesen worden. Andere physiologische Parameter wie Herz- und Atemfrequenz verhalten sich den energetischen Anforderungen entsprechend: beide nehmen mit abnehmendem Körpergewicht zu. Auch diese Regel hat sich für das Artenpaar Suncus etruscus (WEIBEL et al. 1971) und Suncus murinus (BALAKRISHNAN et al. 1972 u. 1974) deutlich bestätigt.

Entsprechendes gilt für den Nahrungsbedarf: Während die Moschusspitzmaus pro Gramm Körpergewicht täglich etwa ein halbes Gramm Insekten verzehrt (BLAKRISHNAN 1977), frißt die Etruskerspitzmaus pro Tag und g Körpergewicht nahezu die doppelte Menge (GERAETS 1972, FREY u. VOGEL 1979). Mit der Körpergröße abnehmender relativer Nahrungsverbrauch wurde auch von anderen Autoren (HAWKINS u. JEWELL 1962, HUNKELER u. HUNKELER 197o, PERNETTA 1976) bei Weißzahnspitzmäusen festgestellt.
Mit sich ändernder Körpergröße ändern sich also die Anforderungen an die Organe und Gewebe des Stoffwechsels. Dies hat Konsequenzen sowohl für deren Leistung als auch für ihren Bau.

Nur einige dieser Zusammenhänge sind bei Crocidurinen bisher bearbeitet worden. So wurden Untersuchungen über relative Organgewichte von Herz, Lungen, Nieren und Leber (BARTELS 1978), eine Reihe von Blutparametern (BARTELS et al. 1978, BALAKRISHNAN et al. 1972 u. 1974), Kapillargröße und Alveolaroberfläche der Lunge (WEIBEL et al.), Lipid- und Glucidgehalt verschiedener Gewebe (FONS et al. 1977) angestellt.

Nur wenig wissen wir über Konstruktion und Leistung des Verdauungstrakts: Die Verdauungszeit bei Etruskerspitzmäusen ist extrem kurz (GERAETS 1972); Gartenspitzmäuse (Crocidura suaveolens) produzieren eine große Anzahl von Kothäufchen täglich (PERNETTA 1976); der Ausnutzungsgrad der Nahrung bei verschiedenen Weißzahnspitzmäusen liegt auf einem einheitlichen, hohen Niveau (GERAETS 1972, PERNETTA 1976, BALAKRISHNAN et al. 1977). In welcher Weise die unterschiedlichen relativen Nahrungsmengen bei verschieden großen Crocidurinen vom Verdauungstrakt aufgenommen und verarbeitet werden, ist bis heute unbekannt.

Es ist das Ziel der hier vorliegenden Arbeit, herauszufinden, ob Unterschiede in Bau und Leistung des Magen-Darm- Trakts bei Weißzahnspitzmäusen unterschiedlichen Körpergewichts erkennbar sind und in welcher Weise sie mit dem Körpergewicht korrelieren. Schwerpunkte der Untersuchung sind Länge und Fassungsvermögen des Darms, Architektur und Flächengröße der Darmmucosa, Durchgangszeit (=Gesamtdauer der Verdauung) und Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung.

B. Material und Methoden

Gegenstand der Untersuchung waren Arten der Weißzahnspitzmausgattungen Crocidura und Suncus. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über Anzahl und Herkunft der untersuchten Tiere.

Tabelle 1: Untersuchte Arten, deren Herkunft und Anzahl

Art	Herkunft	Anzahl
Suncus etruscus	Nordsardinien (Gallura)	9
	Norditalien (Riviera)	1
	Camargue	1
	Zuchtkolonie Prof. Vogel (Lausanne)	7
Crocidura suaveolens	Camargue	4
	Nachzucht Bonn	3
Crocidura russula	Nordsardinien (Gallura)	11
	Bonn	15
	Nachzucht Bonner Tiere	2
Suncus murinus	Zuchtkolonie Prof. Dryden (Slippery Rock, U.S.A.)	6

Zum Methodenvergleich wurden zusätzlich zwei Rotzahnspitzmäuse (Neomys fodiens) herangezogen; sie stammten aus Weichersbach (Hessen).

Tabelle 2 gibt an, wieviele Tiere für die einzelnen Untersuchungen verwendet wurden.

Alter und Geschlecht: Der größere Teil des untersuchten Materials stammte aus dem Freiland und war damit unbestimmten Alters. Diese Tiere wurden nach

	Durchgeführte Untersuchungen										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Suncus etruscus	7	-	12	2	2	2	-	7	4	4	7
Crocidura suaveolens	-	-	-	4	4	4	-	7	4	2	5
Crocidura russula	18	4	8	7	6	6	8	11	6	5	9
Suncus murinus	1	-	-	5	5	4	-	5	5	5	5

Tabelle 2: Anzahl der für die einzelnen Untersuchungen verwendeten Tiere

1: Makroskopische Anatomie
2: Gefäßversorgung des Darms
3: Histologische Untersuchung
4: Darmlänge und -volumen
5: Zottenmorphologie und Mucosafläche
6: Peyersche Platten
7: Wanderungsgeschwindigkeit des Chymus in Magen und Darm
8: Durchgangszeit
9: Aktivitätsmuster
10: Kotfrequenz
11: Verhaltensbeobachtungen

mehrwöchiger bis -monatiger Eingewöhnungszeit als erwachsen angesehen. Die als Jungtiere bezeichneten Spitzmäuse waren 30 - 100 Tage alte Nachzuchttiere, im Alter von etwa acht Monaten galten sie als erwachsen. Tiere mit erkennbaren Anzeichen von Senilität (mühsames Kauen, Altersmauser) wurden von weiteren Untersuchungen ausgeschlossen. Das Geschlechterverhältnis war bei den drei kleineren Arten ungefähr ausgeglichen; bei den Moschusspitzmäusen handelte es sich ausnahmslos um Männchen.

Haltung: Die Spitzmäuse waren im Tierhaus des Zoologischen Instituts untergebracht. Sie lebten, einzeln oder paarweise, in 25 x 50 oder 30 x 50 cm großen, oben durch einen Gazedeckel verschlossenen Glasbecken. Als Käfigeinstreu diente leicht angefeuchteter, mit Sand und Laub vermischter Torfmull, als Nest mit Heu oder Fließpapierstreifen gepolsterte Tontöpfe. Nahrungsgrundlage waren Mehlwürmer (Tenebrio molitor, Larven und Puppen zur beliebigen Aufnahme); Wasser stand immer zur Verfügung. Die Moschusspitzmäuse erhielten als zusätzliches Grundfutter ein halbtrockenes Hundefertigfutter; ein ähnliches Futter wird von DRYDEN für seine Zuchtkolonie verwendet. Als Ergänzung wurden in Abständen von 2-3 Tagen verfüttert: nestjunge Labormäuse (Mus musculus) (diese wurden von den Etruskerspitzmäusen nicht, von den anderen Arten dagegen gerne angenommen), Fliegenmaden und -puppen, Heuschrecken, Grillen, bei gelegentlichem Mangel dieser Frischfuttersorten auch Rinderherz. Die Mehlwürmer wurden mit Kleie, Haferflocken und Mohrrüben oder Obst ernährt.

Untersuchungsmethoden: Makroskopische Anatomie und Topographie der Verdauungsorgane wurden an durch Genickschlag getötetem Frischmaterial und in situ

fixierten Verdauungstrakten untersucht. Vor der Fixierung wurden die Bauchdecke und das Peritoneum von ventral eröffnet. Fixierungsmittel waren Formol 4%, Bouin oder Alkohol/Formol/Eisessig; nach abgeschlossener Fixierung (24 Stunden) wurde das Material in Isopropanol 70% überführt. Form und Lage des Verdauungstrakts wurden nur bei Crocidura russula und Suncus etruscus untersucht.
Bei der Hausspitzmaus wurde außerdem das Gesamtvolumen von in situ fixierten Mägen und Därmen bestimmt: Die herauspräparierten Magen-Darm-Trakte (von der Oesophagusmündung bis zum After) von 15 Hausspitzmäusen wurden gewässert (12-24 Stunden) und der Magen wurde vom Darm abgetrennt. Nach kurzem Abtrocknen auf Fließpapier wurde das Volumen durch Eintauchen in einen mit Wasser gefüllten Meßzylinder mit einer Gradeinteilung von 0,1 ml bestimmt.

Die arterielle und venöse Gefäßversorgung des Darms wurde an vier Hausspitzmäusen untersucht. Zuvor wurde die Präparationstechnik an Labormäusen geübt. Nach intraperitonealer Injektion von 0,02 ml 10%iger Hexobarbital-Natrium-Lösung (Evipan-Natrium, Bayer Leverkusen) wurde das Eintreten der Narkose abgewartet, dann wurden Bauch- und Brusthöhle durch einen medianen Schnitt eröffnet. Eine handwarme, 1%ige Gelatinelösung, versetzt mit etwas Perltusche, wurde in die linke Herzkammer injiziert, bis eine Schwarzfärbung der Darmarterien festzustellen war. Die Aorta wurde in Höhe des Zwerchfells abgebunden, dann wurden Magen und Darm einschließlich des dorsalen Mesenteriums und der Gefäße herauspräpariert und flach ausgebreitet. Die Darmarterien hoben sich schwarz gegen die roten Venen ab. Das Präparat wurde mit Farbfilm fotografiert, das entwickelte Dia wurde auf Zeichenkarton projiziert und Arterien- und Venensystem wurden getrennt gezeichnet. Die Bezeichnung

der Gefäße erfolgte in Anlehnung an SCHULTZ (1965) nach der Pariser Nomenklatur (NAP).

Länge und Durchmesser des Darms wurden mit einer standardisierten Methode ermittelt. An diesen Präparaten wurde anschließend die Architektur der Darmmucosa (Länge, Durchmesser und Dichte der Darmzotten) untersucht.

Präparationsgang: Die Spitzmäuse, die vorher nicht gehungert hatten (alle Därme erwiesen sich mehr oder weniger als gefüllt), wurden durch Genickschlag getötet. Die Bauchhöhle wurde ventral eröffnet, der Verdauungstrakt wurde nach Rundumincision des Afters und Durchtrennung des Pylorusteils des Magens im ganzen herauspräpariert. Nach Entfernung des Mesenteriums wurde der verbliebene Magenteil so über einem dünnen Schlauchende fixiert, daß die Öffnung gerade den Pylorus passierte. Unter leichtem Überdruck wurde physiologische Kochsalzlösung eingefüllt; bei den Vorversuchen hatte sich erwiesen, daß ein Druck von 12 cm Wassersäule gerade ausreichte, um den Darm von Inhalt leerzuspülen. Dieser Druck wurde auch, unabhängig von der Körpergröße des untersuchten Tiers, bei der sofort anschließenden Fixierung des Darms mit Isopropanol-Eisessig im Verhältnis 3:1 beibehalten. Das untere Ende wurde abgebunden, danach das obere, und der Darm wurde frei in ein Gefäß mit der gleichen Fixierungslösung gehängt. Nach eintätiger Fixierung wurde er in 75%iges Isopropanol überführt und bis zur Untersuchung aufbewahrt.

Nach Überführung in Isopropanol 50% (15 min) und Wasser (15 min) wurde der Darm entlang des dorsalen Mesenterialansatzes aufgeschnitten, mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet, Gesamtlänge und Breiten an sechs gleich weit voneinander entfernten Stellen wurden gemessen. Zur Färbung wurde die Feul-

gensche Nuclealreaktion verwandt: 1N HCl bei 60°C für 5 min, Ausspülen in Wasser, Schiffs Reagens im Dunklen eine Stunde, Ausspülen in Wasser. Der Darm wurde in sechs gleichlange Abschnitte unterteilt. Mit jedem dieser Abschnitte wurde folgendermaßen verfahren: Auf einer Paraffinplatte wurde das Darmstück mit der Mucosaseite nach oben flach ausgebreitet und mit Nadeln fixiert. Mit einer Rasierklinge wurden unter Lupenkontrolle im mittleren Teil des Abschnitts sehr schmale Streifen, quer zur Längsachse, von der Mitte zum Rand verlaufend, abgetrennt. Sie wurden auf einen Objektträger in 45%ige Essigsäure überführt und mit einem Deckglas bedeckt. Waren die Streifen schmal genug geschnitten, so boten sich die Zotten bei 120facher Mikroskopvergrößerung in Längsansicht dar (Abb.1). Sie lagen in unterschiedlichem Kontraktionsgrad vor; 10 gut gestreckte Zotten wurden mit Hilfe eines Okularmikrometers mit einer Genauigkeit von 0,012 mm der Länge nach gemessen. Aufgrund der Kernfärbung zeichnete sich die obere Grenze der Krypten scharf ab; diese Grenze wurde als Zottenbasis angesehen. Anschließend wurde das Darmstück, diesmal mit der Serosaseite nach oben, auf einen Objektträger mit 45%iger Essigsäure übertragen und mit einem Deckglas bedeckt; Länge und Breite wurden wiederum gemessen. Bei Auflicht und Durchlicht wurde je ein Mikrofoto aufgenommen; außerdem wurde ein Objektmikrometer mit der Einteilung 0,01 mm bei gleicher Vergrößerung fotografiert. An dem Durchlichtfoto (Abb.2) wurde die Zottendichte pro mm^2 ausgezählt und der Längs- und Querdurchmesser von 10 Zottenbasen wurde gemessen.

Abb. 1: Handschnitt von Darmzottenstreifen von Crocidura russula in Essigsäure 45% zum Messen von Zottenlängen. Erläuterung s. Text. Vergrößerung 63x.

Abb. 2: Durchlichtfoto von der Serosaseite eines Darmstücks von Suncus murinus. Eingezeichnetes Meßquadrat von 1 mm Kantenlänge zur Auszählung der Zottendichte. Zwischen den dunklen Zottengrundrissen zeichnen sich helle Krypten ab.

Berechnung der Gesamtmucosafläche: Die Oberfläche Z einer Einzelzotte wurde als Rotationsparaboloid berechnet:

$$Z = \frac{2\pi \sqrt{\frac{y^2}{2x}}}{3} \cdot \left[\left(\frac{y^2}{2x} + 2x \right)^{\frac{3}{2}} - \left(\frac{y^2}{2x} \right)^{\frac{3}{2}} \right]$$

wobei x die Höhe, y der Radius des Rotationsparaboloids ist. Der Radius wird aus dem Zottenlängsdurchmesser y' und dem Zottenquerdurchmesser y'' ermittelt:

$$y = \frac{y'+y''}{4} .$$

Die Zottengrundfläche G wird als Kreisfläche berechnet:

$$G = \pi y^2 .$$

Die Mucosafläche M_1 eines mm^2 Serosa setzt sich zusammen aus der Serosafläche S_1 (1 mm^2) und der Gesamtheit der darauf befindlichen Zottenoberflächen, abzüglich der Summe der von den Zotten bedeckten Grundflächen G.

$$M_1 = 1 + d(Z-G),$$

wobei d die Zottendichte (= Zottenzahl pro mm^2) angibt. M_1 gibt den Faktor der Oberflächenvergrößerung, also das Verhältnis von Mucosa zu Serosa (M/S) an. Die Gesamtmucosafläche M des Darms ist das Produkt aus der Gesamtserosafläche S und M_1:

$$M = S\left[1 + d(Z-G)\right] .$$

Peyersche Platten: Die Stückfärbung mit Schiffs Reagens ließ die Peyerschen Platten des Darms deutlich hervortreten. Im Anschluß an den zuvor geschilderten Arbeitsgang wurde jeder Darmabschnitt, mit

der Mucosaseite nach oben, unter der Lupe betrachtet und die Zahl der Peyerschen Platten wurde festgestellt; außerdem wurde die Anzahl der Einzelnoduli jeder Platte ausgezählt.

Histologie: Histologische Untersuchungen des Verdauungstrakts wurden bei Crocidura russula und Suncus etruscus vorgenommen. Es wurden 5-15 µm dicke Paraffinschnitte und 1 µm dicke Metacrylatsemidünnschnitte von Speicheldrüsen, Oesophagus, Magen und Darm angefertigt. Die Semidünnschnittpräparate wurden in phosphatgepuffertem Glutaraldehyd fixiert und mit Osmiumtetroxid kontrastiert. Für die Paraffinpräparate wurden folgende Fixierungen verwendet: Formol 4%, Aethanol 70%, Formol-Alkohol, Fixierung nach Bouin, Fixierung nach Schaffer. Färbungen der Paraffinschnitte: Azan, PAS, Hämalaun-Kernechtrot, Hämalaun-Eosin, Hämalaun-Mucicarmin-Aurantia, Pasini. Drüsenlänge und -dichte im Magen wurden bei 5 Crocidura russula und 4 Suncus etruscus ermittelt. Die Messungen wurden mit einem Okularmikrometer der Firma Leitz an 5 - 10 µm dicken Paraffinschnitten vorgenommen.
Die Drüsenlänge wurde an längsgetroffenen Drüsenschläuchen gemessen; bei jedem Tier wurden nach Möglichkeit pro Magenregion 10 Einzelschläuche erfaßt. Dies erwies sich für die Cardiaregion wegen ihrer Kleinheit als nicht möglich. Zudem verlaufen die Cardiadrüsen selten gerade, sodaß genaue Längsschnitte selten sind. Deshalb konnte die Cardiadrüsenlänge nur an je einem Vertreter von Crocidura russula und Suncus etruscus erfaßt werden.

Die Drüsendichte wurde mit einem Okularfadennetz von 0,026 bzw. 0,078 mm^2 ausgezählt. Pro Tier wurden für jede Drüsenregion 5 Querschnitte je zweimal ausgezählt. Zur Kontrolle wurde die Drüsendichte auch an Längsschnitten mit dem Okularmikrometer ermittelt:

die Anzahl der Drüsenschläuche auf 100 Teilstrichen (=1,4mm) wurde ausgezählt. Dies war jedoch nur in der Fundus- und Pylorusdrüsenregion möglich.

Die Untersuchung der Leistung des Verdauungstrakts erstreckte sich auf Messungen der Verdauungszeit (Durchgangszeit der Nahrung durch den Verdauungstrakt) im Zusammenhang mit der circadianen Rhythmik und Zählungen der täglichen Produktion von Kothaufen. Zur Messung der Gesamtdauer der Verdauung wurden die Tiere mindestens einen Tag vor Versuchsbeginn an den dafür vorgesehenen Käfig gewöhnt. Es war ein Glasbecken von 25 x 50 cm Grundfläche, mit Fließpapier ausgelegt. An der Vorderseite befand sich ein Gipsnest, das einen geräumigen Laufgang und ein davon abgehendes Schlafnest enthielt; beide Räume waren durch die Scheibe einsehbar. Außerhalb der im Schlafnest verbrachten Ruhezeiten hielten die Spitzmäuse sich viel in dem Laufgang auf; der Lichteinfall schien sie nicht zu stören. Die übrige, ungedeckte Käfigfläche suchten sie meist nur für kurze Zeit auf. Hier befanden sich Futter- und Wassernapf, und hier setzten fast alle Tiere den Kot ab; nur wenige taten dies im Laufgang. Nachts wurde das Beobachtungsbecken schwach beleuchtet. Die Messung der Durchgangszeit basierte auf folgendem Prinzip: den Tieren wurde farbmarkiertes Futter angeboten, der Zeitpunkt der Nahrungsaufnahme und der Zeitpunkt der Abgabe farbmarkierten Kots wurden durch Beobachtung ermittelt und notiert. Das markierte Futter wurde an den Anfang des Laufgangs gelegt, ohne die Tiere dabei zu stören; bei ihrem nächsten Aktivitätsschub entdeckten sie es und zogen es fast immer dem draußen deponierten ungefärbten Futter vor. Als Markierungssubstanz wurde Chrom-III-oxid in Pulverform verwendet. Es ist von grüner Färbung, wasserunlöslich,

geruch- und geschmacklos. Zur Färbung des Futters genügte es, dieses kurz in einem Gefäß mit dem Pulver zu schütteln. Die Farbpartikel haften am besten an frisch gehäuteten Mehlwurmlarven und -puppen.

In Vorversuchen stellte sich heraus, daß der Wechsel zwischen braun gefärbtem Normalkot und leuchtend grün gefärbtem markiertem Kot unmittelbar erfolgt. Er kann, wenn dies auch in der Minderzahl vorkam, innerhalb einer Kotportion erfolgen. Die Grenze zwischen beiden Anteilen ist dann scharf. Ebenso unvermittelt erfolgt auch wieder der Übergang zum Normalkot.
Die Vorversuche zeigten, welche Futtermenge gerade groß genug ist, um nur eine Kotportion zu färben. Für die vier untersuchten Arten von Weißzahnspitzmäusen beträgt diese:

Suncus etruscus	0,1 g
Crocidura suaveolens	0,4 g
Crocidura russula	0,5 g
Suncus murinus	1,2 g

Mit diesen Mengen wurde bei den Versuchen gearbeitet; das Ergebnis war dann ein Meßwert für die Verdauungszeit. Im Falle, daß nur ein Teil des Kotes gefärbt war, wurde die nächste Kotabgabe abgewartet; gewertet wurde dann die Portion, in der sich der größere Teil des Markierers befand. War dies nicht zu entscheiden, so wurde die erste der beiden Kotabgaben gewertet. Diese Fälle waren jedoch selten, meist waren die einzelnen Kothäufchen ganz grün oder braun gefärbt.
Weitere Vorversuche wurden mit unterschiedlichen Futterarten vorgenommen. Es konnten keine Unterschiede in der Verdauungszeit für Mehlwürmer, Mehlwurmpuppen und 1-3 Tage alte Labormäuse festgestellt werden.

Mit allen Tieren wurden mindestens drei Versuche am Tag und drei in der Nacht durchgeführt. Die Moschusspitzmäuse wurden als Juvenile im Alter von zwei bis drei Monaten und dann 6-9 Monate später als Adulte getestet. Bei Gartenspitzmäusen konnten drei, bei Hausspitzmäusen zwei Jungtiere untersucht werden. Von den Etruskerspitzmäusen standen mir keine Juvenilen zur Verfügung.

Versuche zur Wanderungsgeschwindigkeit der Nahrung im Verdauungstrakt: Hierfür wurden Hausspitzmäuse zu bestimmten Zeiten nach der Aufnahme von farbmarkiertem Futter getötet und es wurde festgestellt, wo sich dieses Futter im Verdauungstrakt befand. Den Tieren, die sich in einer ihnen vertrauten Umgebung befanden und vorher nicht gehungert hatten, wurden grüngefärbte Mehlwürmer und Mehlwurmpuppen angeboten. Sie konnten davon ad libitum aufnehmen; nach der Mahlzeit wurde der Zeitpunkt notiert und der Futternapf gegen einen mit ungefärbtem Futter umgetauscht. Die Tiere konnten also später noch weitere Mahlzeiten aufnehmen. Bis zum Abtöten nach 10, 22, 30, 46, 60, 78 und 120 Minuten wurden sie völlig ungestört gelassen. Dann wurden sie schnell herausgefangen und durch Genickschlag getötet. Die Leibeshöhle wurde eröffnet, Magen und Darm herausgenommen, von den Mesenterien befreit und geradegelegt. Die Farbe des Inhalts war durch Magen- und Darmwand klar zu erkennen. Füllungsgrad und Verteilung wurden protokolliert, anschließend wurden, um die Konsistenz genauer zu betrachten, Magen und Darm der Länge nach eröffnet.
Von einem Teil der Tiere, deren Durchgangszeiten gemessen wurde, wurden Aktogramme aufgenommen. Die Registriermethode habe ich bereits früher (GERAETS 1972) beschrieben. Die Aktogramme erstreckten sich,

nach ein- bis zweitägiger Eingewöhnungszeit, über mindestens drei aufeinander folgende Tage und Nächte.

Die Anzahl der täglich produzierten Kotballen wurde anhand von Fließpapiereinlagen in den Käfigen, die alle 24 Stunden gewechselt wurden, festgestellt.
Trockengewichtsbestimmung von Kot: Frisch abgelegte Kotballen wurden mit einer Genauigkeit von 0,01 g gewogen und im Trockenschrank bei 105°C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet.
Produktion unterschiedlich gefärbten Kots bei Suncus murinus: In einem Hungerversuch von 390 Minuten Dauer wurde durch Kontrollen im Abstand von 30 Minuten festgestellt, in welcher Weise Farbe und Konsistenz des Kots sich bei zunehmender Hungerdauer ändern.
Verhalten: Während der bis zu 12 Stunden dauernden Beobachtungssitzungen zur Messung der Druchgangszeit wurden spontan auftretende Verhaltensweisen, die möglicherweise mit Leistungen des Verdauungstrakts im Zusammenhang stehen (Wiederkauen, Enddarmlecken), protokolliert.

C Ergebnisse

1. Morphologischer Teil

Der Verdauungstrakt der untersuchten Crocidurinenarten (Abb. 3) ist äußerst einfach gebaut. Die Gestalt des Magens entspricht der für Soricidae allgemein gültigen (J-shaped stomach", MYRCHA 1967); der kurze, äußerlich unstrukturierte Darm bildet vom Pylorus ab einige wenige Schlingen unterhalb von Magen und Leber und zieht dann von der dorsalen Wand der Leibeshöhle nahezu gestreckt zum After. Ein Blinddarm fehlt, wie bei allen Vertretern der Lipotyphla (WEBER 1927). Ein weiteres allgemeines Charakteristikum der untersuchten Därme ist ihre gänzliche Auskleidung mit Darmzotten; erst kurz vor dem After flachen die Zotten ab und gehen in die Zickzackfalten des Rektums über (Abb. 4). Unverstreichbare Längs- oder Ringfalten treten außer im Rektum nicht auf. Bei allen vier Arten weist der Darm seinen größten Durchmesser im cranialen Teil auf und verengt sich kontinuierlich caudalwärts (Abb. 5). Eine Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm läßt sich wegen des fehlenden Blinddarms und wegen der Auskleidung des gesamten Darms, also auch des Dickdarms, mit Zotten nicht festlegen.

Die Gefäßversorgung des Darms bei einer Hausspitzmaus ist in Abb. 5 wiedergegeben. Von der Aorta abdominalis zweigen zwei Arterienstämme ab: die Arteria hepatica communis, deren Äste den ersten Abschnitt des cranialen Darmbereichs versorgen, und die Arteria mesenterica superior, deren reiche Verzweigungen den größten Darmanteil erreichen. Eine Arteria mesenterica inferior fehlt; der caudale Darmbereich wird durch eine von der Arteria mesenterica superior abzweigende Arteria colica versorgt.

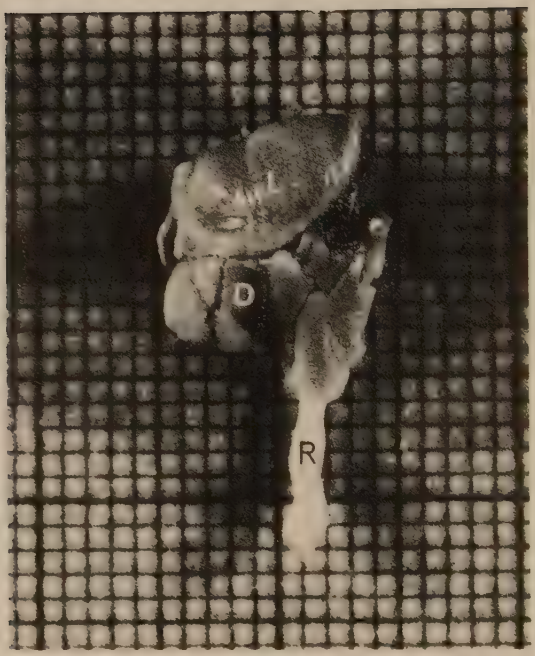

Abb. 3: Eingeweidekonvolut von Suncus etruscus, Ansicht von links. Fixierung: Alkohol-Formol-Eisessig, fixiert in situ.

L = Leber, D = Darm, R = Rektum.

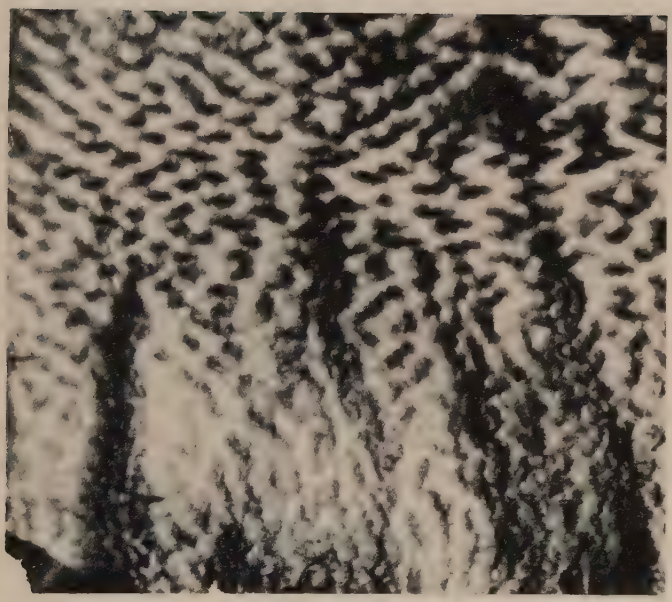

Abb. 4: Zotten-Rektumfalten-Übergangszone bei Suncus murinus. Aufnahme bei Durchlicht, Entfernung vom After etwa 9 mm. Dort, wo die im oberen Bildteil ovalen Zottengrundrisse miteinander verschmelzen, flachen die Zotten zu leistenförmigen Strukturen ab. Vergrößerung 22x.

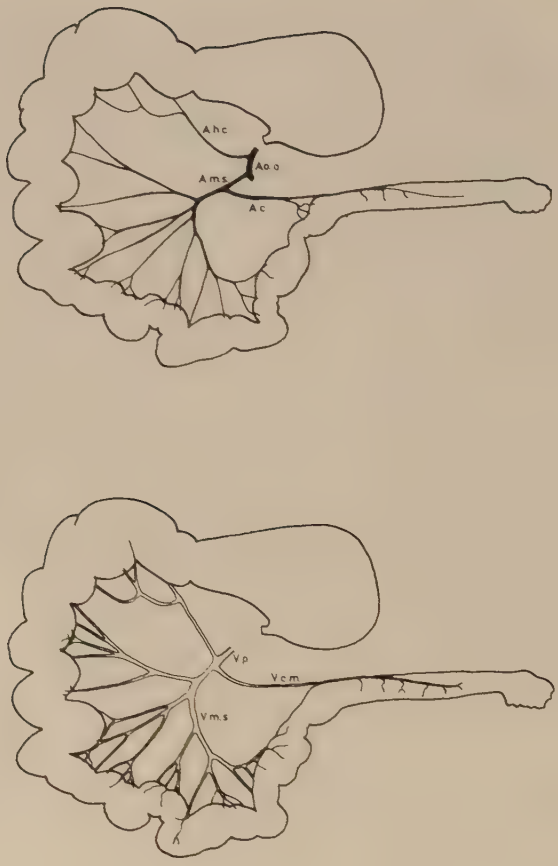

Abb. 5: Gefäßversorgung des Darms bei Crocidura russula. Arterielles und venöses Gefäßsystem sind getrennt dargestellt. Ao.a.: Aorta abdominalis, A.h.c.: Arteria hepatica communis, A.m.s.: Arteria mesenterica superior, A.c.: Arteria colica, V.p.: Vena portae, V.m.s.: Vena mesenterica superior, V.c.m.: Vena colica media.

Im Venensystem vereinigen sich alle vom Darm kommenden Gefäße zur Vena portae. Anastomosierungen zwischen Gefäßen des Mittel- und Enddarmbereichs wurden weder im arteriellen noch im venösen System beobachtet.

Aufgrund des Fehlens morphologischer Kriterien zur Abgrenzung und Benennung vergleichbarer Darmteile werden im folgenden Einzelstrukturen und -daten, die untersucht und verglichen werden, sechs gleichlangen Abschnitten des Gesamtdarms vom Pylorus zum After zugeordnet.

1.1. Speicheldrüsen

Die großen Speicheldrüsen, Glandula parotis, Glandula submaxillaris oder submandibularis und Glandula sublingualis, liegen bei den vier untersuchten Crocidurinenarten im Halsbereich, in ähnlicher Weise, wie es GRASSÉ (1955) für die Soricinen abgebildet hat. Die Ohrspeicheldrüse erstreckt sich über den dorsalen bis lateralen Halsbereich, Unterkieferspeicheldrüse und Unterzungenspeicheldrüse liegen ventral, unmittelbar seitlich der Mittellinie (Abb.6). Glandula submaxillaris und Gl. sublingualis sind von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben. Als unterscheidbare Drüsen erweisen sie sich durch getrennte, parallel verlaufende Ausführgänge und durch unterschiedliche Gewebestruktur (Abb. 7): Während die Unterkieferdrüse gemischt mucös-serös ist, finden sich in der Unterzungendrüse nur mucöse Zellen mit basal liegenden Zellkernen. Die Gl. sublingualis erreicht etwa ein Viertel bis ein Drittel der Größe der Gl. submaxillaris und liegt dieser cranial-lateral an bzw. auf. Ihre Form ist, von ventral betrachtet,

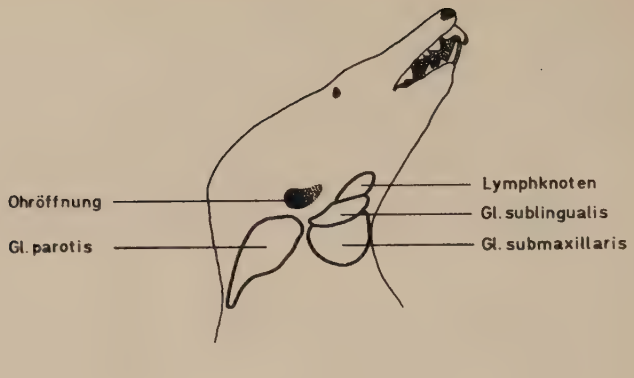

Abb. 6: Lage und Form der Speicheldrüsen bei Crocidura suaveolens

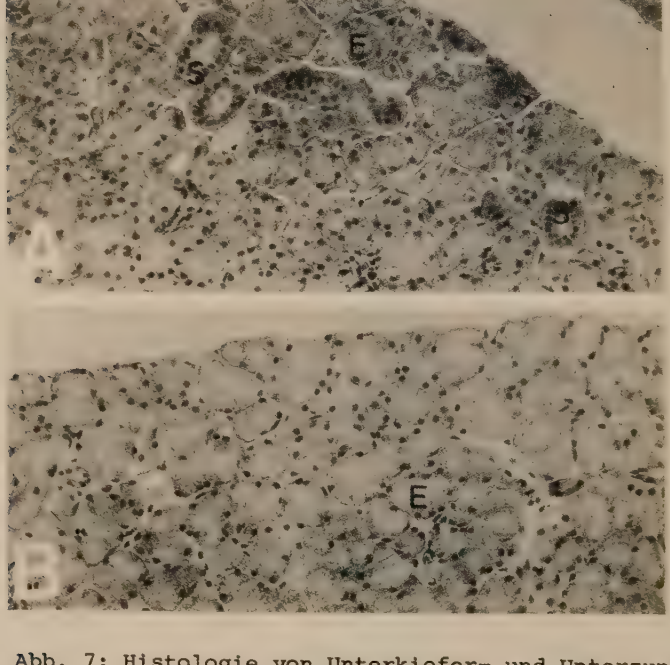

Abb. 7: Histologie von Unterkiefer- und Unterzungendrüse bei Suncus etruscus. Paraffinschnitte 5 µm, Azanfärbung. Vergrößerung 280x.

A: Glandula submaxillaris, serös-mucös, mit gemischten Endstücken (E) und zahlreichen Sekretröhren (S).

B: Glandula sublingualis, Endstücke (E) rein mucös.

ungefähr dreieckig. Die Gl. submaxillaris ist in der Aufsicht eher rund, etwas breiter als lang und stark abgeflacht. Cranial schließt sich ein durch Bindegewebshüllen ebenfalls eng angelagerter Lymphknoten an.
Die seröse Parotis ist die größte der drei Speicheldrüsen. Sie ist länger als breit und ebenfalls abgeflacht.

1.2. Magen

1.2.1. Variation von Magenform und -größe

Der in situ von der Leber weitgehend bedeckte Magen (Abb. 3) ist in Größe und Form intraspezifisch variabel. Messungen des Gesamtvolumens von 15 fixierten Mägen von Crocidura russula ergaben eine Schwankungsbreite von 0,1 bis 1,3 cm^3; Beobachtungen beim Präparieren von Verdauungstrakten von Crocidura suaveolens, Suncus etruscus und Suncus murinus zeigten, daß auch bei diesen Arten die Größenvariabilität des Magens beträchtlich ist. Bei allen Arten ändert sich die Magenform mit dem Füllungsgrad (Abb. 8); die Serosafläche ist bei gefülltem Magen glatt, während bei mäßig gefülltem bzw. leerem Magen vor allem im Pylorusteil Falten in Längsanordnung erscheinen.

1.2.2. Verteilung der Magendrüsen

Abb. 9 zeigt die Verteilung von Cardia-, Fundus- und Pylorusdrüsen im Magen einer Etruskerspitzmaus an einem Längsschnitt. Diesem Verteilungsmuster entsprechen auch diejenigen der drei größeren Arten, in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von MYRCHA (1967) bei verschiedenen Crocidurinenarten. Auffallend ist eine gewisse Gliederung des Magens, die der Drüsenverteilung entspricht. Diese Kompartimentierung

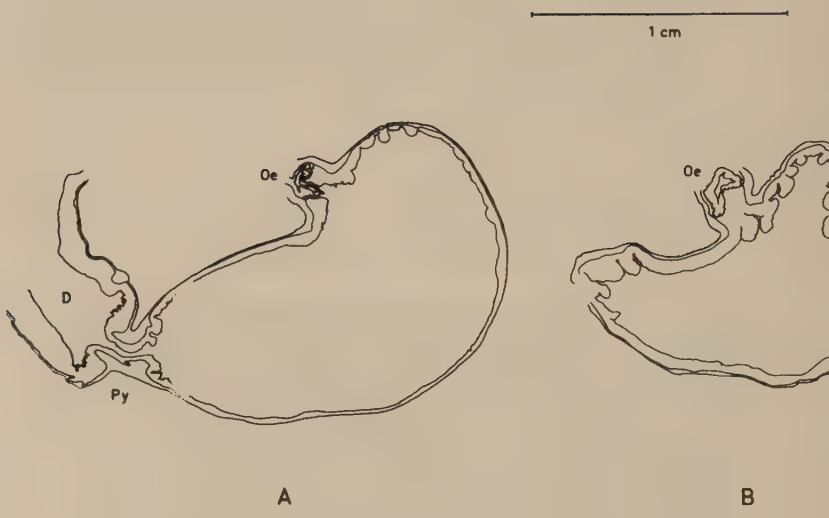

Abb. 8: Form des Magens bei Crocidura russula: A) bei gefülltem, B) bei nahezu leerem Magen. Zeichnung nach 15 µm dicken Paraffinschnitten. Oe: Oesophagus, Py: Pylorus, D: Darm.

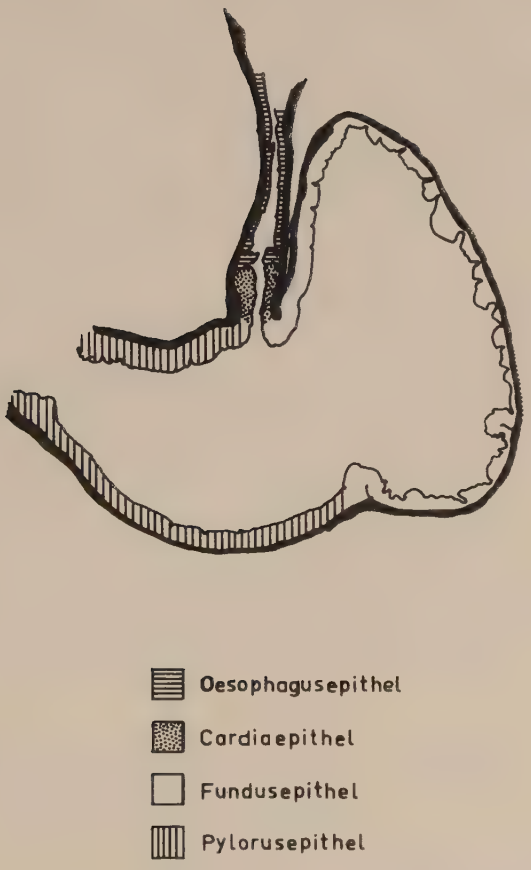

Abb. 9: Verteilung der Epithelien in Oesophagus und Magen von Suncus etruscus. Zeichnung nach Paraffinschnitt von 15 µm Dicke, Vergrößerung 19x.

läßt sich nur an mäßig gefüllten Mägen beobachten; bei prall gefülltem Magen verstreicht sie. Sie ist besonders ausgeprägt für den Cardiabereich, so daß die Drüsenöffnungen im Inneren einer weitgehend abgeschlossenen Tasche liegen. Im Fundusbereich treten unverstreichbare Falten, überwiegend in Längsanordnung, auf. Im Pylorusdrüsenbereich ist dagegen die Submucosa bei Faltenbildungen nicht beteiligt.

1.2.3. Länge und Dichte der Magendrüsen bei Crocidura russula und Suncus etruscus

Bei beiden untersuchten Arten finden sich ähnliche Relationen der Länge der drei verschiedenen Drüsentypen zueinander: Die Cardiadrüsen sind am längsten, die Fundusdrüsen erreichen bei Crocidura 56%, bei Suncus 57%, die Pylorusdrüsen bei Crocidura 78% und bei Suncus 81% der Cardiadrüsenlänge. In den absoluten Längen unterscheiden sich die Arten deutlich voneinander. Die Drüsenlängen der Hausspitzmaus übertreffen die der Etruskerspitzmaus um jweils etwa die Hälfte.

Tabelle 3: Länge der Magendrüsen bei Crocidura russula und Suncus etruscus (Angaben in mm)

	Cardia	Fundus	Pylorus
Croc. russ.	0,32 (-)	0,18 (0,02)	0,25 (0,06)
Cuncus etr.	0,21 (-)	0,12 (0,01)	0,17 (0,01)

(Standardabweichungen in Klammern)

Die gefundenen Unterschiede sind für die Fundusdrüsen signifikant ($p<0,01$), für die Pylorusdrüsen nicht. Auch die Drüsendichte ist bei beiden Arten verschieden:

Tabelle 4: Magendrüsendichte bei Crocidura russula und Suncus etruscus (Anzahl pro mm^2)

	Cardia	Fundus	Pylorus
Croc. russ.	727 (35)	1390 (484)	1786 (636)
Suncus etr.	1332 (138)	2451 (611)	2315 (352)

(Standardabweichungen in Klammern)

Der Dichteunterschied ist darauf zurückzuführen, daß der Durchmesser einer Einzeldrüse bei Suncus etruscus geringer ist als bei Crocidura russula.

Cardia- und Fundusdrüsendichten unterscheiden sich signifikant ($p < 0,01$), der Unterschied zwischen den Pylorusdrüsendichten läßt sich statistisch nicht absichern.

Die geringere Dicke der Drüsenschicht bei der kleineren Art wird also kompensiert durch die größere Anzahl an Einzeldrüsen pro Flächeneinheit.

1.3. Darm

1.3.1. Größenvariation

Während das Magenvolumen, wie der Vergleich zwischen leeren und gefüllten Mägen zeigte, bis zum Dreizehnfachen seines Leervolumens zunehmen kann, scheint die Schwankungsbreite bei den Därmen weniger groß zu sein. Bei den 15 Exemplaren von Crocidura russula bewegte sich das Gesamtvolumen zwischen 0,5 und 1,8 cm^3, verhielt sich also etwa wie 1:4.

1.3.2. Darmlänge, -durchmesser und -volumen, Serosafläche

In Tabelle 5 sind die Mittelwerte der Darmlängen und das Verhältnis von Darmlänge zur Körperlänge und zum Körpergewicht zusammengestellt.
Die gefundenen Unterschiede in der Darmlänge der verschiedenen Arten lassen sich zwischen den drei kleineren Arten statistisch absichern, ($p < 0{,}01$), nicht jedoch zwischen Crocidura russula und Suncus murinus ($p > 0{,}05$).
Bezogen auf die Körperlänge beträgt die Darmlänge bei den Suncus-Arten ungefähr das Doppelte, bei den Crocidura-Arten etwa das Zweieinhalbfache.

Das Verhältnis Darmlänge/Körpergewicht nimmt bei steigender Körpergröße deutlich ab.
Der Darmdurchmesser (Tab. 6) wird bei zunehmendem Körpergewicht größer, nimmt aber weniger stark zu als die Darmlänge. Während bei der Etruskerspitzmaus die Darmlänge das 28fache des Darmdurchmessers beträgt, beträgt sie bei der Moschusspitzmaus das 55fache.
Die Serosafläche des Darms (Tab. 6) wird aus Länge und Umfang, das Volumen (Tab. 6) aus Länge und Querschnittsfläche berechnet. Da der Darmdurchmesser nicht konstant ist, sondern bei allen untersuchten Arten vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt abnimmt, ändern sich Umfang und Querschnitt entsprechend.Tabelle 7 zeigt die Abnahme der Serosafläche pro Darmlängeneinheit von cranial nach caudal bei den vier Arten.

Art	N	Darmlänge (mm)	Kopf-Rumpf-länge (mm)	Darmlänge / KR-Länge	Körpergewicht (g)	Darmlänge / Körpergew.
Suncus etruscus	2	81 (18)	45	1,8	3,3	24,5
Crocidura suaveolens	4	166 (21)	67	2,5	8,4	19,8
Crocidura russula	7	226 (8)	80	2,8	11,4	19,8
Suncus murinus	5	243 (25)	116	2,1	45,5	5,3

Tabelle 5: Absolute und relative Darmlängen (Mittelwerte; Standardabweichung in Klammern)

Art	N	Darmdurchmesser	Serosafläche	Darmvolumen
Suncus etruscus	2	2,87 (0,36)	735 (255)	539 (243)
Crocidura suaveolens	4	3,17 (0,21)	1697 (290)	1327 (335)
Crocidura russula	6	3,56 (0,18)	2562 (198)	2228 (263)
Suncus murinus	5	4,45 (0,67)	3324 (777)	3832 (1174)

Tabelle 6: Darmdurchmesser, Serosafläche und Darmvolumen (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	136 (48)	136 (48)	136 (48)	123 (46)	109 (43)	94 (21)
Crocidura suaveolens	4	335 (65)	297 (48)	297 (48)	272 (46)	264 (44)	230 (42)
Crocidura russula	6	460 (22)	463 (26)	444 (23)	431 (44)	401 (51)	355 (43)
Suncus murinus	5	599 (130)	651 (133)	651 (168)	631 (146)	580 (151)	390 (56)

Tabelle 7: Größe der Darmserosafläche (mm^2) der sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal (Standardabweichungen in Klammern)

1.3.3. Zottenmorphologie, Zottenmaße und -dichte

Abbildung 10 zeigt die Darmzotten einer Moschusspitzmaus; in Abb. 11 sind die vorgefundenen Form- und Größenverhältnisse der Darmzotten in den sechs Darmabschnitten bei den vier untersuchten Arten dargestellt. Der Zottengrundriß ist in allen Fällen oval, weicht aber nicht stark von einer Kreisform ab. Die Zottenkuppen sind ausnahmslos stumpf abgerundet. Die Zottenform ist demnach als fingerförmig ("fingerlike", PFEIFFER 1968) zu bezeichnen.

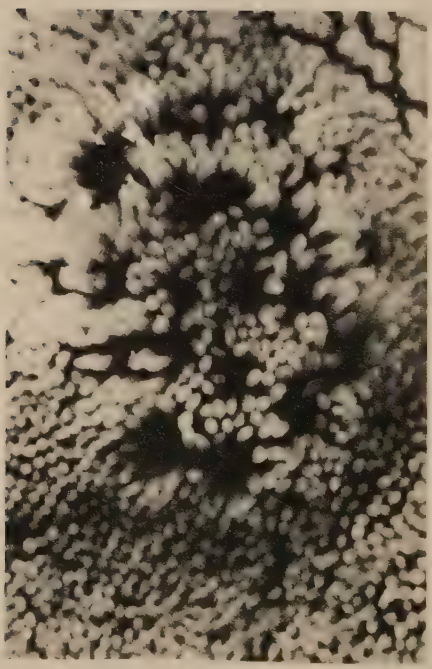

Abb. 10:
Darmzotten von Suncus murinus. Di zottenfreien Stell werden von Einzelnoduli einer Peyer schen Platte einge nommen. Vergrößeru etwa 25fach.

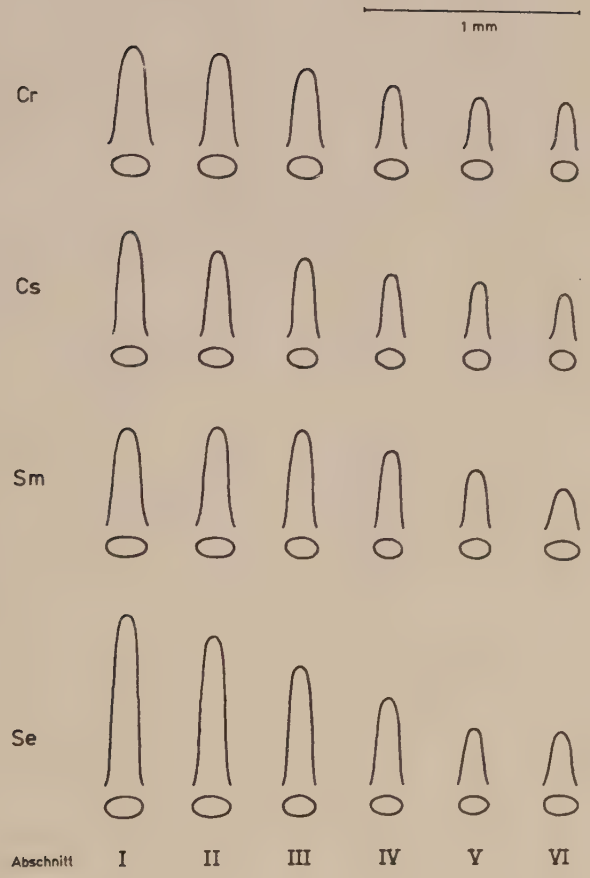

Abb. 11: Form und Größe der Darmzotten bei Crocidura russula (Cr), C. suaveolens (Cs), Suncus murinus (Sm) und S. etruscus (Se). Unter der Seitenansicht ist jeweils der Zottengrundriß dargestellt. Die sechs Darmabschnitte von cranial nach caudal sind mit römischen Ziffern bezeichnet.

Bei allen vier Arten nimmt die Zottenlänge von cranial nach caudal ab. Sie ist im ersten Darmabschnitt durchschnittlich mehr als doppelt so groß wie im letzten. In der durchschnittlichen Zottenlänge (Tab. 8) übertrifft die Etruskerspitzmaus die drei anderen Arten deutlich. Der Unterschied zu Crocidura russula ist hoch ($p < 0{,}001$), zu Crocidura suaveolens und Suncus murinus schwach ($p < 0{,}05$) signifikant. Die gefundenen Unterschiede zwischen den drei größeren Arten lassen sich nicht absichern. Der höhere Mittelwert für die Zottenlänge der Etruskerspitzmaus kommt dadurch zustande, daß die Zotten in den ersten Darmabschnitten erheblich länger sind als bei den anderen Arten (Tab. 9), während im vorletzten und letzten Abschnitt kaum Unterschiede bestehen. Die Durchschnittswerte der Zottendurchmesser sind in Tabelle 8 wiedergegeben. Mittelt man die Werte für Längs- und Querdurchmesser, so liegen Suncus etruscus mit 124 µm, Suncus murinus mit 126 µm und Crocidura russula mit 127 µm dicht beieinander, Crocidura suaveolens weist mit 114 µm die geringste Zottendicke auf.

Art	N	Zottenlänge (µm)	Zottendurchmesser (µm) längs	quer	Zottendichte (Anzahl pro mm^2)
Suncus etruscus	2	496 (62)	157 (9)	90 (1)	63,6 (0,6)
Crocidura suaveolens	4	340 (60)	137 (4)	91 (4)	67,6 (9,4)
Crocidura russula	6	336 (24)	155 (7)	98 (9)	49,5 (9,7)
Suncus murinus	5	376 (21)	158 (18)	94 (6)	53,8 (2,8)

Tabelle 8: Zottenlänge, Zottenlängs- und querdurchmesser und Zottendichte (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	800 (85)	700 (148)	560 (141)	410 (0)	270 (7)	250 (7)
Crocidura suaveolens	4	483 (92)	403 (73)	370 (81)	300 (65)	265 (39)	213 (44)
Crocidura russula	6	457 (55)	435 (59)	367 (66)	293 (38)	242 (12)	220 (17)
Suncus murinus	5	458 (43)	470 (37)	460 (38)	362 (38)	274 (34)	190 (48)

Tabelle 9: Zottenlänge in den sechs Darmabschnitten (in µm)
(Standardabweichungen in Klammern)

Die Tabellen 10 und 11 zeigen, daß die Zottendicke sich im Darmverlauf weniger stark ändert als die Zottenlänge. Die Maxima für Längs- und Querdurchmesser liegen im ersten oder zweiten Abschnitt. Die Minima liegen bei den beiden Crocidura-Arten im fünften oder sechsten, bei den Suncus-Arten im vierten bis sechsten Abschnitt. Insgesamt werden die Zotten der Crocidura-Arten von vorn nach hinten kontinuierlich dünner, bei den Suncus-Arten nehmen sie zum Darmende hin an Dicke noch einmal zu.

Die mittlere Zottendichte ändert sich von Art zu Art wenig; sie liegt zwischen 50 und 68 Zotten pro mm^2 Serosafläche (Tab.8). Von cranial nach caudal nimmt sie kontinuierlich zu, erreicht bei den beiden Suncus-Arten im vierten, bei den Crocidura-Arten im fünften Abschnitt ihr Maximum und nimmt zum After hin wieder ab (Tab.12).

1.3.4. Zottenoberfläche und -volumen

Aufgrund der größeren Zottenlänge sind Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte bei Suncus etruscus größer als bei den anderen Arten (Tab.13). Bei diesen zeigt sich für beide Werte eine leicht steigende Tendenz mit steigender Körpergröße, die nicht abzusichern ist. Bei allen Arten nimmt die Oberfläche einer Einzelzotte vom ersten bis zum letzten Darmabschnitt kontinuierlich ab (Tab.14).
Errechnet man das Verhältnis von Zottenvolumen zu Zottenoberfläche (Tab.13), so erweist sich, daß es für alle Arten auf einem recht einheitlichen Niveau liegt.

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	177 (14)	169 (5)	150 (4)	146 (4)	142 (0)	157 (31)
Crocidura suaveolens	4	160 (12)	149 (4)	141 (4)	127 (7)	124 (11)	120 (9)
Crocidura russula	6	190 (11)	182 (10)	163 (18)	143 (16)	128 (13)	122 (4)
Suncus murinus	5	189 (34)	176 (27)	148 (13)	133 (11)	144 (21)	161 (22)

Tabelle 10: Längsdurchmesser (in µm) der Zottenbasis

(Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	97 (4)	99 (1)	90 (3)	83 (3)	80 (6)	87 (5)
Crocidura suaveolens	4	95 (8)	93 (3)	90 (4)	88 (5)	88 (6)	91 (8)
Crocidura russula	6	105 (8)	107 (19)	103 (10)	93 (16)	90 (6)	92 (4)
Suncus murinus	5	99 (10)	97 (7)	98 (7)	92 (6)	95 (5)	86 (18)

Tabelle 11: Querdurchmesser (in µm) der Zottenbasis in den sechs Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	59,0 (11,3)	60,5 (0,7)	69,0 (5,7)	78,0 (1,4)	67,5 (5,0)	47,5 (3,5)
Crocidura suaveolens	4	53,3 (9,0)	61,3 (9,9)	64,0 (7,2)	74,5(15,6)	86,0(17,3)	66,3(15,2)
Crocidura russula	6	40,2 (6,3)	42,7 (9,0)	44,8 (8,8)	56,5(23,8)	59,2(13,6)	53,8 (7,4)
Suncus murinus	5	46,6 (4,6)	51,0 (6,0)	55,8 (3,4)	65,2 (8,1)	61,0 (7,8)	40,0 (6,7)

Tabelle 12: Zottendichte (Anzahl der Zotten pro mm^2 Serosafläche) in den sechs Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Oberfläche einer Einzelzotte ($10^{-2}mm^2$)	Volumen einer Einzelzotte ($10^{-4}mm^3$)	Oberfläche/Volumen (mm^2/mm^3)
Suncus etruscus	2	13,2 (0,1)	29,3 (1,8)	45,1
Crocidura suaveolens	4	8,3 (1,5)	17,4 (3,7)	47,7
Crocidura russula	6	9,4 (0,5)	21,4 (1,6)	43,9
Suncus murinus	5	10,2 (0,7)	23,8 (4,6)	42,9

Tabelle 13: Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte, Verhältnis von Zottenoberfläche zu Zottenvolumen (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	0,230(0,008)	0,200(0,038)	0,141(0,035)	0,099(0,000)	0,064(0,004)	0,064(0,011)
Crocidura suaveolens	4	0,130(0,025)	0,103(0,020)	0,090(0,018)	0,069(0,017)	0,060(0,012)	0,048(0,011)
Crocidura russula	6	0,144(0,022)	0,133(0,019)	0,103(0,017)	0,074(0,014)	0,057(0,004)	0,051(0,005)
Suncus murinus	5	0,146(0,028)	0,135(0,016)	0,123(0,007)	0,096(0,020)	0,069(0,008)	0,049(0,020)

Tabelle 14: Oberfläche einer Einzelzotte (in mm^2) in den sechs Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

1.3.5 Anteil des Darmwandvolumens am Darmvolumen, Nettodarmvolumen

Ein erheblicher Teil des durch den Durchmesser gegebenen Darmvolumens wird durch die Darmwand selbst (Mucosa und Serosa) eingenommen. Das übrig bleibende Volumen, also den Raum, der dem Nahrungschymus zur Verfügung steht, bezeichne ich als Nettodarmvolumen. Tabelle 15 gibt die absoluten und relativen Anteile von Darmwand und Zotten am Darmgesamtvolumen und die daraus errechneten Netteodarmvolumina wieder. Die Darmwanddicken (gemessen von der Serosafläche bis zur Zottenbasis) nehmen mit steigendem Körpergewicht zu. Im Verhältnis zum Darmdurchmesser bleibt ihr Anteil jedoch relativ konstant. Anders verhält es sich mit dem prozentualen Anteil des Zottengesamtvolumens am Darmvolumen: hier übertrifft die Etruskerspitzmaus die anderen Arten um das etwa dreifache. Abbildung 12 zeigt maßstäblich, wie die Mittelwerte von Darmdurchmesser, Darmwanddicke, Zottenlänge und -dichte sich im Querschnitt darstellen. Bei Suncus etruscus ragen die Zotten sehr weit in das Darmlumen vor; sie nehmen nahezu ein Drittel des Radius ein. Die Abbildung 13 gibt den prozentualen Zottenanteil am Darmvolumen in den einzelnen Darmabschnitten wieder. Aus ihr geht hervor, daß der Unterschied zwischen Suncus etruscus und den größeren Arten in den ersten vier Darmabschnitten zustandekommt, während er im vorletzten und letzten Abschnitt kaum mehr besteht.

Art	N	Darmwanddicke (µm)	Gesamtvolumen der Darmwand einschl.Zotten (mm^3)	Nettodarm-volumen (mm^3)	Anteil am Gesamtvolumen Wand %	Zotten %
Suncus etruscus	2	75 (6)	189 (55)	350 (188)	12,1	37,3
Crocidura suaveolens	4	132 (21)	405 (80)	922 (278)	17,6	14,5
Crocidura russula	6	129 (8)	569 (48)	1660 (239)	13,2	11,7
Suncus murinus	5	160 (17)	952 (244)	2839 (1120)	15,5	11,3

Tabelle 15: Volumen von Darmwand und Zotten, Nettodarmvolumen, prozentuale Anteile von Wand und Zotten am Darmvolumen (Standardabweichungen in Klammern)

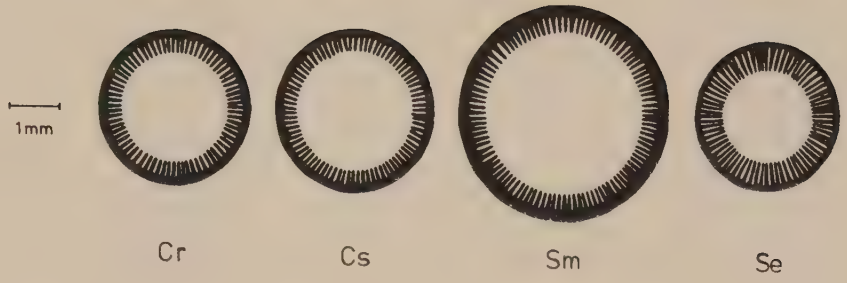

Abb. 12: Darmquerschnitte von Crocidura suaveolens (Cs), C. russula (Cr), Suncus murinus (Sm) und S. etruscus (Se), schematisch.

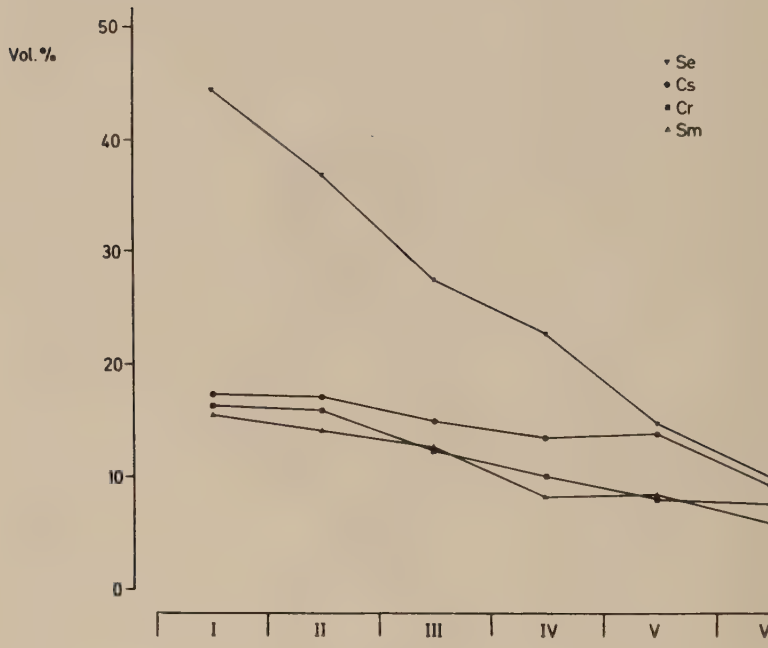

Abb. 13: Raumanteil der Darmzotten am Darmvolumen. Abszisse: Darmabschnitte, Ordinate: Prozentualer Zottenanteil. Se: Suncus etruscus, Cs: Crocidura suaveolens, Cr: Crocidura russula, Sm: Suncus murinus.

1.3.6. Größe der Gesamtmucosafläche und Verhältnis von Mucosa- zu Serosafläche

Tabelle 16 gibt den Absolutwert der Mucosafläche und das Ausmaß der Oberflächenvergrößerung, d.h. das Verhältnis von Mucosa zu Serosa, für die untersuchten Arten wieder.

Die Gesamtmucosafläche der kleineren Arten ist, gemessen an der größten, recht hoch; bei der Etruskerspitzmaus beträgt sie etwa ein Drittel der Fläche der Moschusspitzmaus. Tabelle 17 zeigt die Abnahme der Mucosaflächengröße von cranial nach caudal.

Der Faktor der Oberflächenvergrößerung ist am größten bei Suncus etruscus; bei den drei anderen Arten läßt sich ein Trend, der in Beziehung zur Körpergröße stünde, nicht feststellen. Allenfalls innerhalb der Gattungen Suncus und Crocidura weist jeweils die kleinere Art den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor auf. Im Verlauf des Darms verringert er sich bei allen Arten zum After hin (Tab. 18).

Tabelle 16: Mucosafläche und Verhältnis von Mucosa zu Serosa (Mittelwerte)

	n	Mucosafläche (mm^2)	Mucosa / Serosa
Suncus etr.	2	6047 (1465)	8,3 (0,8)
Croc. suav.	4	9937 (2452)	6,0 (1,5)
Croc. russ.	6	12058 (2231)	4,8 (0,8)
Suncus mur.	5	19488 (3592)	5,7 (0,1)

Art	N	Abschnitt					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	1796 (255)	1455 (83)	1304 (246)	972 (375)	504 (204)	328 (89)
Crocidura suaveolens	4	2406 (683)	1958 (525)	1820 (498)	1481 (488)	1391 (226)	834 (244)
Crocidura russula	6	2796 (540)	2722 (354)	2241 (406)	1889 (367)	1488 (67)	1132 (131)
Suncus murinus	5	4055 (1306)	4374 (1016)	4908 (1324)	3473 (605)	2473 (669)	1022 (464)

Tabelle 17: Größe der Gesamtmucosafläche (in mm^2) der einzelnen Darmabschnitte (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Abschnitt											
		I		II		III		IV		V		VI	
Suncus etruscus	2	13,71	(3,00)	11,28	(3,41)	9,88	(1,70)	7,89	(0,13)	4,60	(0,08)	3,47	(0,18)
Crocidura suaveolens	4	7,15	(1,42)	6,61	(1,48)	6,18	(1,62)	5,48	(1,62)	5,30	(0,63)	3,66	(1,09)
Crocidura russula	6	6,09	(1,28)	5,91	(0,97)	5,00	(0,99)	4,45	(1,17)	3,76	(0,55)	3,25	(0,50)
Suncus murinus	5	6,74	(1,10)	7,08	(0,52)	7,24	(0,64)	5,98	(0,86)	4,54	(0,61)	2,62	(0,91)

Tabelle 18: Faktor der Oberflächenvergrößerung (mm^2 Mucosafläche pro mm^2 Serosafläche) in den einzelnen Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

1.3.7. Größe und Verteilung Peyerscher Platten

Die aus einzelnen Lymphaggregaten (Abb.15) zusammengesetzten runden bis ovalen Peyerschen Platten sind mit bloßem Auge in der Darmwand erkennbar. Dort, wo die Einzelnoduli an die Oberfläche treten, ist die Mucosa frei von Zotten (Abb. 14).

Die Anzahl Peyerscher Platten pro Darm (Tab. 19) nimmt bei den größeren Arten zu; der gefundene Unterschied zwischen Suncus etruscus und Suncus murinus ist signifikant ($p < 0,01$).
Setzt man diese Anzahl mit der vorhandenen Serosafläche ins Verhältnis, so verläuft der Trend gerade umgekehrt: die Etruskerspitzmaus weist pro cm^2 Darmwandfläche mehr als doppelt so viele Peyersche Platten auf wie Hausspitzmaus und Moschusspitzmaus; die Gartenspitzmaus nimmt eine mittlere Stellung ein (Tab. 19).
Die Verteilung der Peyerschen Platten im Darm ist nicht gleichmäßig, ihre Anzahl nimmt in den caudalen Darmabschnitten zu (Tab. 20).
Die Größe der Peyerschen Platten wird bestimmt durch die Anzahl der sie bildenden Einzelnoduli. Sie ist bei Suncus etruscus geringer als bei den übrigen Arten (Tab.19), der Unterschied läßt sich jedoch nur gegenüber Suncus murinus absichern ($p < 0,01$). Bei allen Arten nimmt sie vom Pylorus zur Darmmitte hin zu und verringert sich gegen den After hin wieder (Tab. 21). Die durchschnittliche Zahl von Einzelnoduli pro cm^2 Darmwandfläche (Tab. 19) ist bei den beiden kleineren Arten größer als bei den größeren, ein klarer Trend läßt sich jedoch nicht erkennen.

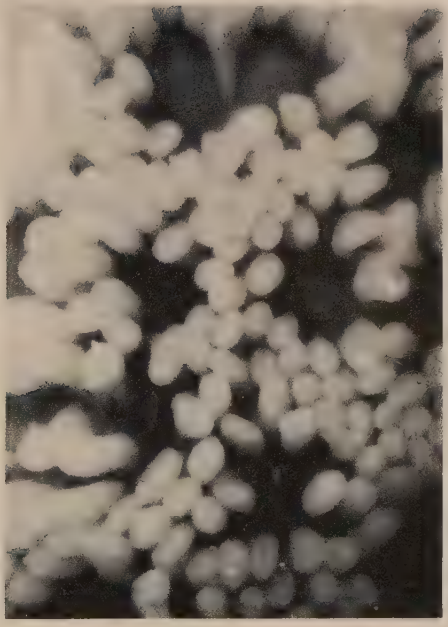

Abb. 14:

Teil einer Peyerschen Platte im Darm von Suncus murinus. Die Einzelnoduli sind als aufgewölbte zottenfreie Mucosabereiche erkennbar. Vergrößerung etwa 55fach.

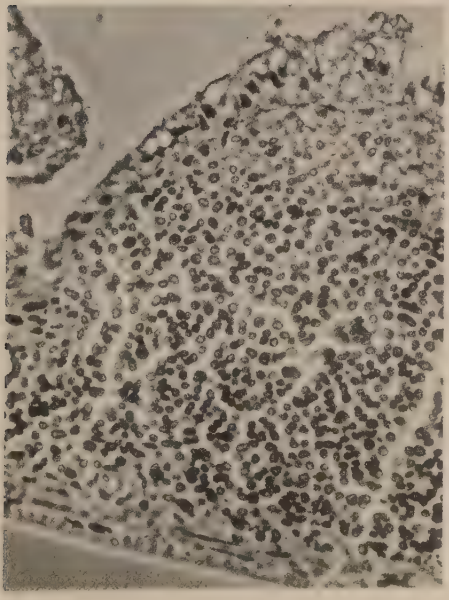

Abb. 15:

Einzelnodulus einer Peyerschen Platte, Längsschnitt. Paraffin 5 µm, PAS-Färbung, Vergrößerung 460x.

Art	n	Anzahl Peyerscher Platten pro Darm	Anzahl Einzelnoduli pro Platte	Anzahl Peyerscher Platten pro cm^2 Darmfläche	Anzahl Einzelnoduli pro cm^2 Darmfläche
Suncus etr.	2	5,5 (0,7)	6,5 (0,7)	0,7	4,8
Croc.suav.	4	7,8 (1,3)	10,6 (1,9)	0,5	4,9
Croc.russ.	6	7,7 (2,2)	9,1 (1,7)	0,3	2,7
Suncus mur.	4	9,5 (1,3)	12,9 (1,2)	0,3	3,7

Tabelle 19: Absolute und relative Anzahl und Größe Peyerscher Platten im Darm

(Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Darmabschnitte					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	0,0 (0,0)	0,5 (0,7)	0,5 (0,7)	1,0 (0,0)	2,5 (0,7)	1,0 (0,0)
Crocidura suaveolens	4	0,5 (0,6)	1,8 (0,5)	0,8 (1,0)	1,3 (0,5)	1,8 (0,5)	1,8 (0,5)
Crocidura russula	6	1,0 (0,6)	0,7 (0,5)	1,5 (0,6)	0,8 (0,4)	1,3 (0,5)	2,3 (1,6)
Suncus murinus	4	0,5 (0,6)	1,0 (0,8)	1,3 (0,5)	2,0 (0,8)	2,3 (0,5)	2,5 (2,1)

Tabelle 20: Anzahl Peyerscher Platten in den einzelnen Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Darmabschnitte					
		I	II	III	IV	V	VI
Suncus etruscus	2	-	8,0 (-)	8,0 (-)	10,5 (2,1)	5,6 (3,1)	3,0 (1,4)
Crocidura suaveolens	4	10,0 (5,7)	8,1 (3,0)	14,0 (4,6)	12,6 (4,8)	11,4 (3,8)	10,0 (2,9)
Crocidura russula	6	7,2 (4,4)	15,5 (7,3)	8,7 (2,3)	9,2 (2,8)	11,9 (4,1)	6,1 (2,4)
Suncus murinus	4	9,0 (7,1)	19,0 (8,0)	22,0 (7,6)	14,3 (7,4)	15,9 (8,8)	5,4 (3,0)

Tabelle 21: Anzahl von Einzelnoduli pro Peyerscher Platte in den einzelnen Darmabschnitten (Standardabweichungen in Klammern)

2. Physiologischer Teil

2.1. Beobachtungen zu Verhaltensweisen, die im Zusammenhang mit Nahrungsaufnahme und Verdauung stehen

2.1.1. Überwältigung von Beutetieren bei Suncus etruscus

Es sollen hier Beobachtungen zur Beißtechnik von Suncus etruscus und deren Auswirkungen auf verschiedene Beutetiere geschildert werden.

Entdeckte Beutetiere werden von der Etruskerspitzmaus sofort gebissen. Ist die Beute klein (Fliegen, Fliegenlarven), so wird sie nach dem Zupacken meist sofort verzehrt. Bei größeren Beutetieren (Mehlwürmer) beißt die Spitzmaus mehrmals nacheinander in schneller Folge zu; große, schnell bewegliche Beutetiere (Heuschrecken, Eidechsen) werden sofort in die nächstliegende Körperpartie gebissen, ohne anschließend loszulassen. Bei der meist heftigen Reaktion der Beute stemmt die Etruskerspitzmaus die Füße gegen den Untergrund. Sobald die Heftigkeit der Bewegung nachläßt, läßt die Spitzmaus los und beißt sofort wieder zu; dies wiederholt sich mehrmals. Die Folge der Bisse ist gerichtet: sie erfolgt an Schwanz und Extremitäten zunächst rumpfwärts, von dort zum Vorderende des Opfers hin. Heuschrecken werden schließlich in die Kopfkapsel, unmittelbar hinter die Augen, Eidechsen in die Kehle gebissen. Abbildung 16 zeigt einige Momentaufnahmen solcher Beißfolgen.

Die Wirkung der Bisse ist bei verschiedenen Beutetieren unterschiedlich. Mehlwürmer zeigen darauf

Abb. 16: Angriff einer Etruskerspitzmaus auf eine Heuschrecke. Erläuterung im Text.

keine andere Reaktion als Abwehrbewegungen, die auch während des Gefressenwerdens noch fortgesetzt werden. Heuschrecken lassen in der Heftigkeit ihrer Bewegungen bald nach und vollführen dann häufig unkoordinierte Bein- und Flügelbewegungen. Bei Eidechsen tritt nach dem Kehlbiß eine schlagartige und vollständige Körperstarre ein, die nicht reversibel ist, auch dann nicht, wenn die Etruskerspitzmaus die Eidechse an einen anderen Ort, etwa eine sichere Deckung, zieht.

Es ist also wohl berechtigt, von einer lähmenden Wirkung der Bisse auf bestimmte Beutetiere zu sprechen.

2.1.2. Wiederkauen

Während der Beobachtungssitzungen zur Messung der Durchgangszeit wurde eine Verhaltensweise festgestellt, die bisher für Spitzmäuse nicht beschrieben worden ist. Es handelt sich darum, daß die Tiere Mageninhalt in den Mundraum heraufwürgen, kauen und wieder herunterschlucken. Das Heraufwürgen von Nahrungsbrei wird von eigentümlichen Schlenkerbewegungen des ganzen Körpers begleitet, die ich ausschließlich in diesem Zusammenhang beobachtet habe. Sie bestehen aus Achterfiguren um die Längsachse des Körpers, überwiegend in der Frontalebene, weniger stark in der transversalen. Dabei sind die Ausschläge der hinteren Körperhälfte größer als die der vorderen. Die Spitzmaus bewegt sich währenddessen nicht von der Stelle, sondern steht fest auf allen vier Füßen mit durchgedrückten Hinterextremitäten, also hinten höher als vorn. Dieser Zustand kann einige Sekunden bis Minuten anhalten. Welchen zeitlichen Anteil das eigentliche Hochwürgen des Nahrungsbreis dabei einnimmt, ist nicht zu erkennen. Sobald die Spitzmaus

zu kauen beginnt, kann die Schlenkerbewegung eingestellt werden, oder sie dauert weiter an, dann gewöhnlich mit verminderter Intensität.

Beim Kauen ist deutlich zu erkennen, daß die Mundhöhle mit dünnflüssigem Brei gefüllt ist. Nach etwa einer Minute Kauen schluckt das Tier ab; anschließend kann der ganze Vorgang wiederholt werden (bis zu zweimal).

Das Wiederkauen trat immer während aktiver Zeiten im Laufgang auf; im Schlafnest wurde es nie beobachtet. Es ereignete sich so sporadisch und unerwartet, daß seine Dauer in keinem Fall gemessen werden konnte. Ebenso ließ sich wegen der Seltenheit seines Auftretens keine Beziehung zu Alter, Geschlecht oder Tageszeit herstellen. Insgesamt wurde es etwa ein dutzendmal beobachtet, und zwar bei drei der vier genauer untersuchten Arten: Crocidura russula, Crocidura suaveolens und Suncus etruscus. Bei Suncus murinus trat es nicht auf. Eine einzelne Zufallsbeobachtung gelang bei Neomys anomalus.

2.1.3. Enddarmlecken

Dieses Verhalten wurde weit häufiger beobachtet. Das Hervorstülpen und Belecken bzw. Beknabbern des Rektums ist in der Literatur mehrfach detailliert beschrieben worden; deshalb sollen hier nur ergänzende Angaben gemacht werden.
Alle untersuchten Arten ließen sich dabei beobachten, auch Neomys fodiens während nur weniger Stunden Beobachtungsdauer.
Bei männlichen Tieren ließ sich nicht in allen Fällen zweifelsfrei entscheiden, ob es sich um Enddarmlecken oder um Belecken des erigierten Penis handelte. Beide

Verhaltensweisen traten überwiegend im Nest auf, wo die genaue Beobachtung bisweilen durch Nestmaterial erschwert wurde. Erektion und Belecken bzw. Beknabbern des Penis erfolgten meist nach dem Aufwachen, häufig eingeleitet oder gefolgt von Strecken und Gähnen.
Auch das Enddarmlecken stand oft, wenn auch nicht immer, im Zusammenhang mit dem Komfortverhalten (Putzen). Eine Abgabe von braunem Kot wurde dabei nie beobachtet; nur einmal (bei Suncus etruscus) sah ich, daß das Tier anschließend an einer braunen Masse kaute. CROWCROFT's Angabe, daß die Spitzmäuse eine weißliche Flüssigkeit aus dem Darmlumen absondern und auflecken, kann ich nicht bestätigen, wenngleich ich eine solche Flüssigkeit häufig bei sezierten Tieren in allen Darmabschnitten fand. Auch HUTTERER (mdl. Mitt.) sah diese Absonderung aus dem Darmlumen. In den weitaus meisten der Fälle, bei denen eine einwandfreie Beobachtung des ganzen Vorgangs durch die Scheibe möglich war, ließ sich nicht erkennen, daß die Tiere dabei etwas aufnahmen. Es wird auch keineswegs nur die Öffnung des vorgestülpten Rektums beleckt und beknabbert, sondern ebenso dessen seitliche Teile. Nur zweimal (bei Suncus murinus) konnte eine Sekretabgabe genau verfolgt werden: Ein weißlich-zäher Tropfen quoll aus der Falte zwischen Afterrand und vorgestülptem Enddarm und wurde von der Spitzmaus abgeleckt.

Enddarmlecken wurde sowohl bei Tag als auch bei Nacht, bei jungen und adulten Tieren beider Geschlechter festgestellt. Es trat selten häufiger als einmal beim gleichen Tier während einer Beobachtungsperiode (8-12 Stunden) auf.

Abb. 17 zeigt einen Längsschnitt durch das vorgestülpte Rektum einer Crocidura russula, die in diesem Zustand tot in einer Falle gefunden worden war. Trotz starker autolytischer Veränderung des Präparats ist zu erkennen, daß nicht nur die Zona intermedia (nach ORTMANN 1960), sondern auch Teile der Rektalschleimhaut selbst nach außen gewendet sind.

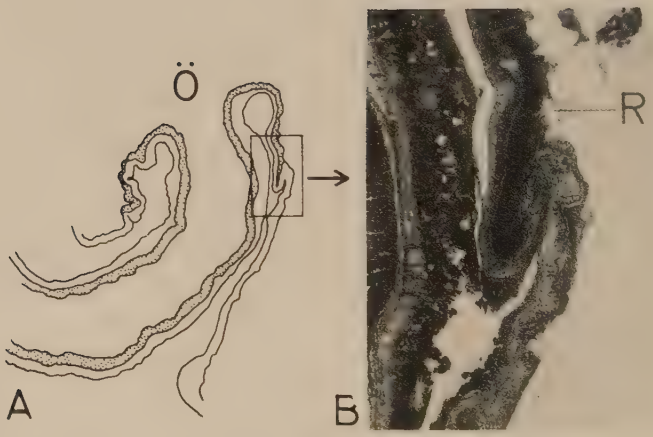

Abb. 17: Sagittalschnitt durch das vorgestülpte Rektum einer Hausspitzmaus. A: Gesamtansicht,etwas schematisiert. Ö: Öffnung des ausgestülpten Enddarms. Punktiert: Rektumschleimhaut. B: Ausschnitt aus A. Paraffin, 15 µm, Hämalaun-Eosin. R: Rektumschleimhaut.

2.2. Wanderungsgeschwindigkeit des Nahrungsbreis in Magen und Darm bei Crocidura russula

Abbildung 18 zeigt, in welchem Zustand farbmarkiertes Futter in Magen und Darm von Hausspitzmäusen zu unterschiedlichen Zeiten nach dem Verfüttern vorgefunden wurde. Bei diesen Versuchen war die Menge markierter Nahrung nicht begrenzt worden, und es wurden unterschiedliche Mengen davon aufgenommen. Auch die Menge danach gefressener unmarkierter Nahrung war von Fall zu Fall verschieden.

Bis zu 80 min nach dem Fressen waren Teilmengen der gefärbten Nahrung noch im Magen nachweisbar. Andererseits hatte bereits 10 min nach der Nahrungsaufnahme die erste Teilportion den Magen verlassen und die Hälfte des Passageweges durch den Darm zurückgelegt. 22 min nach dem Fressen war eine solche Teilportion am Ende des zweiten Darmdrittels zu finden. Beide Teilmengen waren schleimig-ungeformt. Ich kann nicht ausschließen, daß der Streß des Herausfangens und Tötens von Einfluß auf die Darmperistaltik war und möglicherweise eine Verschiebung analwärts bewirkt hat. Für diese Vermutung spricht, daß bei sechs von sieben Tieren das erste Darmdrittel leer war.
Der Mageninhalt ist von breiartiger bis halbflüssiger Konsistenz, während der Inhalt des Darms zähflüssig-schleimig und von weißlich-opaker Farbe ist. Im letzten Drittel des Darms werden geformte Ballen gebildet, deren Farbe hell- bis dunkelbraun sein kann. Schleimige und geformte Anteile können nebeneinander vorliegen.

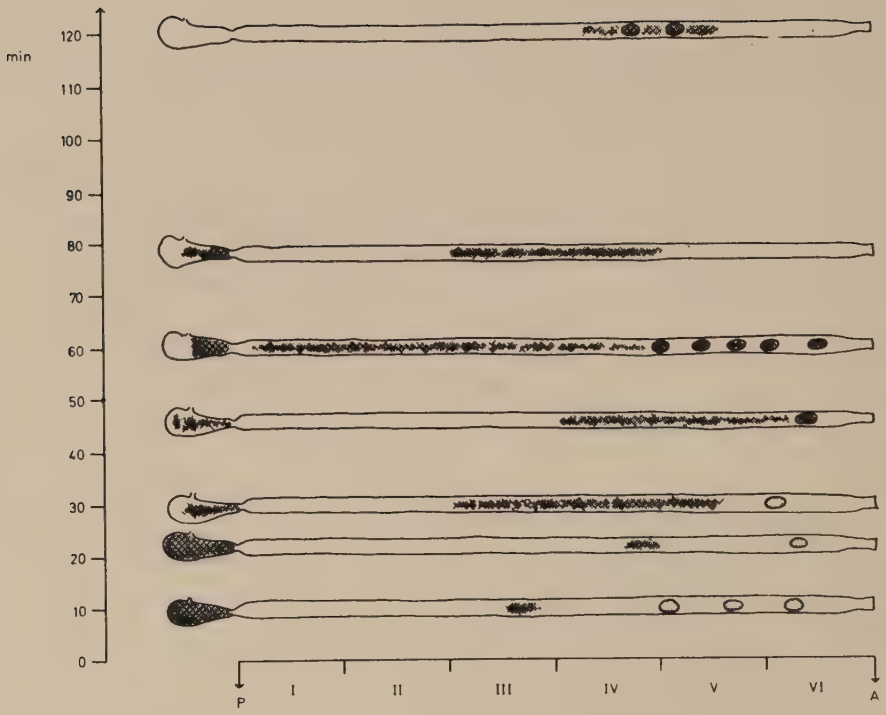

Abb. 18: Verteilung und Konsistenz von Nahrungsbrei in Magen und Darm bei Crocidura russula zu verschiedenen Zeiten nach der Aufnahme von farbmarkiertem Futter. Abszisse: Römische Ziffern: Darmabschnitte, P: Pylorus, A: After; Ordinate: Zeitspanne zwischen Aufnahme der markierten Nahrung und Abtöten. Schraffiert: markierte Nahrung, punktiert: unmarkierte Nahrung, umrandet: geformte Kotballen.

Die Dynamik des Verdauungsgeschehens in Magen und Darm stellt sich als Ergebnis dieser Versuche so dar: Bereits wenige Minuten nach der Nahrungsaufnahme beginnt der Magen, Chymus an den Darm abzugeben. Die weitere Abgabe geschieht kontinuierlich und erstreckt sich über einen langen Zeitraum. Es können von einer Mahlzeit sich noch Anteile im Magen befinden, während andere Anteile bereits verdaut sind und als geformte Kotportionen vorliegen. Meist befinden sich Anteile von mehr als einer Mahlzeit gleichzeitig im Verdauungstrakt.

2.3. Gesamtdauer der Verdauung (Durchgangszeit)

In der Tabelle 22 sind die Mittelwerte der Meßergebnisse für die Durchgangszeit erwachsener Tiere, die während des Tages und der Nacht untersucht wurden, zusammengestellt. Zwischen den Arten bestehen deutliche Unterschiede, die für Crocidura russula und Crocidura suaveolens nicht ($p > 0{,}05$), für die anderen Arten jedoch zuverlässig ($p < 0{,}01$) abzusichern sind.
Die Schwankungsbreite der Durchgangszeiten ist bei Individuen aller Arten beträchtlich, wie die Zusammenstellung der gefundenen Extremwerte (Tab. 22) zeigt. Dennoch zeigen Minima und Maxima, ebenso wie die Mittelwerte, eine deutlich wachsende Tendenz mit zunehmendem Körpergewicht.

2.3.1. Durchgangszeit am Tag und in der Nacht

Die kürzesten Durchgangszeiten wurden ausnahmslos in der Nacht beobachtet, die längsten (mit einer Ausnahme bei Crocidura russula) am Tag. Auch die Mittelwerte der Durchgangszeiten (Tab.23) sind für

Art	N	Durchgangszeit (min)	Minimum (min)	Maximum (min)
Suncus etruscus	4	89 (18)	33	148
Crocidura suaveolens	3	214 (21)	76	491
Crocidura russula	7	253 (65)	91	497
Suncus murinus	5	336 (14)	200	532

Tabelle 22: Gesamtdauer der Verdauung (Durchgangszeit): Mittelwerte, kürzeste und längste gefundene Durchgangszeiten bei erwachsenen Tieren (Standardabweichungen in Klammern)

Tag und Nacht verschieden: nachts wurden 13 bis 41 % kürzere Durchgangszeiten gemessen als am Tag.

Tab. 23: Unterschiede zwischen den Durchgangszeiten am Tag und in der Nacht bei erwachsenen Spitzmäusen (Standardabweichungen in Klammern)

	N	Tagmessungen Durchgangszeit (min)	Nachtmessungen Durchgangszeit (min)
Suncus etr.	7	93 (22)	81 (19)
Croc. suav.	7	234 (63)	139 (22)
Croc. russ.	9	279 (68)	226 (67)
Suncus mur.	5	385 (59)	286 (34)

2.3.2. Durchgangszeit bei jungen Spitzmäusen

Bei drei der vier untersuchten Arten hatte ich Gelegenheit, Jungtiere im Alter von 30 bis 100 Tagen zu messen. Sowohl Mittelwerte als auch Maxima und Minima (Tab. 24) sind geringer als bei den erwachsenen Tieren. Wiederum sind die Durchgangszeiten in der Nacht kürzer als am Tag; alle Minima wurden in der Nacht, alle Maxima am Tag gefunden.

	Tagmessungen		Nachtmessungen			
	N	Durchgangszeit (min)	N	Durchgangszeit (min)	Minima (min)	Maxima (min)
Crocidura suaveolens	3	143 (44)	3	91 (30)	53	198
Crocidura russula	2	151 (3)	2	131 (7)	84	166
Suncus murinus	5	298 (30)	5	193 (37)	127	496

Tab. 24: Durchgangszeiten junger Spitzmäuse
(Standardabweichungen in Klammern)

2.3.3. Verhältnis von Durchgangszeit und Aktivitätsmuster

Tabelle 25 zeigt das durchschnittliche Aktivitätsmuster der vier untersuchten Spitzmausarten. Die Länge der Aktivitätsphasen ist bei keiner Art mit der Durchgangszeit korreliert. Bei Suncus etruscus umfaßt die Verdauungszeit ungefähr eineinhalb, bei Crocidura suaveolens etwa fünf, bei Crocidura russula und Suncus murinus etwa dreieinhalb Aktivitätsphasen.

Im Verlauf von vierundzwanzig Stunden ändert sich das Aktivitätsmuster der Etruskerspitzmaus kaum; die drei anderen Arten zeigen dagegen deutliche Unterschiede zwischen Tag und Nacht, sei es in Bezug auf die Aktivitätsphasenlänge, sei es in Bezug auf deren aktive und passive Anteile (Tab.26). Bei Crocidura suaveolens nimmt die Aktivitätsphasenlänge in der Nacht gegenüber dem Tag nur geringfügig ab, der aktive Anteil erhöht sich dagegen von 14 auf 48 %. Bei Crocidura russula erhöht sich der aktive Anteil von 12 auf 48 %, also in sehr ähnlichem Maße; gleichzeitig ist eine Aktivitätsphasenverkürzung in der Nacht festzustellen. Bei Suncus murinus ist die nächtliche Aktivitätsphasenverkürzung noch deutlicher, der aktive Anteil erhöht sich von 16 auf 35 %. Bei Suncus etruscus beträgt der aktive Anteil tagsüber 28, in der Nacht 33 %.

Insgesamt überwiegt bei allen untersuchten Arten der Anteil der Ruhephasen im Aktivitätsmuster. Deren Länge kann außerordentlich variieren. In der Tabelle 27 sind Mittelwerte der gefundenen Maxima solcher Ruhephasen zusammengestellt. Ihnen liegen die an jedem Tag und in jeder Nacht beobachteten Einzelmaxima der einzelnen Tiere zugrunde.

	N	Länge einer Aktivitätsphase (min)	davon aktiver Anteil (min)	davon Ruheanteil (min)
Suncus etr.	4	53 (5)	16 (4)	38 (3)
Croc. suav.	4	42 (17)	12 (6)	29 (11)
Croc. russ.	6	66 (14)	14 (5)	53 (17)
Suncus mur.	5	89 (11)	24 (3)	66 (10)

Tabelle 25: Phasenlänge und Verteilung aktiver und passiver Bestandteile (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Tag			Nacht		
		Länge einer Aktivitätsphase (min)	davon aktiv (min)	davon passiv (min)	Länge einer Aktivitätsphase (min)	davon aktiv (min)	davon passiv (min)
Suncus etr.	4	53 (5)	15 (7)	38 (3)	52 (5)	16 (3)	37 (6)
Croc. suav.	4	44 (19)	6 (1)	38 (18)	40 (17)	19 (12)	21 (5)
Croc. russ.	6	74 (22)	9 (2)	66 (23)	58 (13)	20 (11)	39 (18)
Suncus mur.	5	108 (13)	17 (5)	91 (11)	71 (14)	31 (2)	41 (14)

Tabelle 26: Unterschiede zwischen Tag- und Nachtaktivität adulter Spitzmäuse (Standardabweichungen in Klammern)

Tabelle 27: Längste beobachtete Ruhepausen adulter Spitzmäuse (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Längste vorkommende Pausen (Minuten)	
		Tag	Nacht
S. etr.	4	78 (19)	105 (31)
C. suav.	4	90 (35)	48 (6)
C. russ.	6	134 (54)	77 (31)
S. mur.	5	199 (50)	66 (24)

Bei Suncus etruscus stimmen die spontan vorkommenden längsten Ruhepausen mit der Durchgangszeit ungefähr überein. Bei den größeren Arten erstrecken sich solche Pausen allenfalls über ein Drittel bis die Hälfte der Gesamtdauer der Verdauung.

2.4. Kotfrequenz

Die Anzahl der in 24 Stunden produzierten Kotballen nimmt mit zunehmendem Körpergewicht ab (Tab. 28). Das bedeutet, daß die Kotfrequenz, also die Zeitspanne zwischen zwei Kotabgaben, bei steigender Körpergröße wächst. Suncus etruscus unterscheidet sich dabei deutlich von den anderen Arten, zwischen denen die Unterschiede vergleichsweise gering sind (Tab. 28).

Tabelle 28: Anzahl der täglich produzierten Kothaufen und Kotfrequenz (Standardabweichungen in Klammern)

Art	N	Anzahl Kothaufen pro Tag	Zeitspanne (min) zwischen zwei Kotabgaben
Suncus etr.	4	68,0 (4,1)	21
Croc. suav.	2	16,8 (8,8)	86
Croc. russ.	5	14,4 (3,8)	100
Suncus mur.	5	12,6 (3,1)	114

Bei zwei jungen Hausspitzmäusen wurden 22,8 und 21,2 Kothaufen täglich festgestellt, also eine höhere Anzahl als bei den Erwachsenen der gleichen Art. Jungtiere anderer Arten wurden bezüglich der Kothäufigkeit nicht untersucht.

Die Kotfrequenz deckt sich nicht mit der Phasenlänge. In jeder Aktivitätsphase gibt die Etruskerspitzmaus mehr als zweimal Kot ab, die größeren Arten durchschnittlich weniger als einmal.

2.5. Durchgangsgeschwindigkeit

Die Durchgangsgeschwindigkeit gibt an, über welche Strecke der Chymus im Darm in einer bestimmten Zeiteinheit transportiert wird. Sie spiegelt damit die Intensität der Darmperistaltik wieder.
In der Tabelle 29 sind die aus Darmlänge und Durchgangszeit errechneten Durchgangsgeschwindigkeiten der vier Arten in Millimeter pro Minute und in Zentimeter pro Stunde angegeben.

Tabelle 29: Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Darm

Art	N	Durchgangsgeschwindigkeit mm/min	cm/h
Suncus etruscus	2	0,91	5,5
Crocidura suaveolens	4	0,77	4,7
Crocidura russula	6	0,89	5,3
Suncus murinus	5	0,72	4,3

Während die absoluten Durchgangszeiten deutlich mit dem Körpergewicht korreliert sind, ist dies bei den Durchgangsgeschwindigkeiten nicht der Fall. Die gefundenen Unterschiede sind so gering, daß ich die Durchgangszeiten als auf einem einheitlichen Niveau liegend ansehe.

2.6. Konsistenz und Farbe des Kots bei Suncus murinus, Veränderung bei Hunger

Der Kot der untersuchten Spitzmausarten ist normalerweise von hell- bis dunkelbrauner Farbe. Gelegentlich erscheinen Kotportionen, die dunkelgrün gefärbt sind und deren Oberfläche glatter und glänzender ist als die der braunen. Von dieser Veränderung können auch nur Teile einer Kotportion betroffen sein. Während dunkelgrüner Kot bei den kleineren Arten sporadisch auftritt, ist dies bei der Moschusspitzmaus regelmäßig der Fall. Auch DRYDEN (schr. Mitteilung) beobachtete diese Erscheinung bei seinen Tieren.
Wägungen frischer Kotportionen von Suncus murinus zeigten, daß brauner Kot schwerer ist als dunkelgrüner: die braunen Kotballen wiegen durchschnittlich 0,465 g, die dunkelgrünen 0,212 g. Trockengewichtsbestimmungen beider Kotarten erbrachten

einen Wassergehalt von 78,2 % des braunen, von 74,5 % des dunkelgrünen Kots.

In einem 390 Minuten dauernden Hungerversuch produzierten vier von fünf Moschusspitzmäusen in den ersten dreieinhalb Stunden überwiegend braunen Kot (bei zwei Tieren hatte je eine Kotportion einen dunkelgrünen Anteil); das fünfte Tier setzte einen dunkelgrünen und einen braun-dunkelgrünen Kotballen ab. Während der nächsten drei Stunden produzierten drei Tiere ausschließlich dunkelgrünen, zwei Tiere gar keinen Kot. 10 bis 18 Minuten nach der nächsten Nahrungsaufnahme setzten alle Tiere Kot ab; er war bei einem Tier dunkelgrün, bei den übrigen zusammengesetzt dunkelgrün-braun. Zusammengefaßt läßt sich sagen: In der ersten Hälfte des Versuchs wurden insgesamt 16 Kothaufen, davon 12 braune, 3 zusammengesetzte und ein dunkel-grüner, in der zweiten Hälfte und kurz nach Versuchsende insgesamt 9 Kothaufen, davon kein brauner, 4 zusammengesetzte und 5 grüne produziert.

3. Beziehungen zwischen morphologischen Eigenschaften des Darmtraktes, Parametern der Verdauung und dem Körpergewicht

Die eingangs gestellte Frage, ob bei unterschiedlich großen Weißzahnspitzmäusen Unterschiede in Bau und Leistung des Verdauungstrakts erkennbar seien, läßt sich bejahen. Dies gilt aber nur für einige der untersuchten Werte.

1. Eine Reihe von Parametern sind für alle untersuchten Arten ähnlich. Dies gilt für die Zottendichte, den mittleren Zottendurchmesser und das Verhältnis von Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte. In der Zottenform stimmen die vier Arten

weitgehend überein; nur im letzten Darmabschnitt ist ein Unterschied zwischen dem rundlichen Zottengrundriß bei beiden Crocidura-Arten und dem länglich-ovalen beider Suncus-Vertreter festzustellen. Einheitlich sind ebenfalls bei allen vier Arten: Magenform und Verteilungsmuster der Magendrüsenzonen, Verringerung des Darmdurchmessers von cranial nach caudal, Fehlen eines Blinddarms und Auskleidung des gesamten Darms bis zur Rektumfaltenzone mit Zotten. Von den physiologischen Parametern ist die Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Verdauungstrakt bei allen Arten nahezu gleich groß.

2. Einige Untersuchungsergebnisse lassen eine Sonderstellung von Suncus etruscus gegenüber den drei größeren Arten erkennen. Dies sind die Zottenlänge und in Abhängigkeit davon Oberfläche und Volumen einer Einzelzotte, ebenso der durch die Zottenoberfläche bedingte Faktor der Oberflächenvergrößerung der Mucosa. Der prozentuale Anteil des Zottenvolumens am Darmvolumen ist bei der Etruskerspitzmaus erheblich höher als bei den anderen Arten.

3. Deutlich korreliert mit dem Körpergewicht sind folgende Parameter: Absolute Länge und Durchmesser des Darms, Darmwanddicke, Serosafläche, Darmvolumen und Nettodarmvolumen, Mucosafläche, Anzahl Peyerscher Platten pro Darm und pro Serosaflächeneinheit. Die Durchgangszeit ist sowohl in Bezug auf ihren Mittelwert als auch in Bezug auf ihre Minima und Maxima am Tag und in der Nacht mit der Körpergröße korreliert. Die Korrelation mit dem Körpergewicht ist für die Anzahl Peyerscher Platten pro Serosaflächeneinheit negativ; für alle übrigen Werte positiv.

Den für die Einzeltiere gefundenen Werten lassen sich mit genügender Zuverlässigkeit Potenzfunktionen

des Körpergewichts W anpassen. Folgende Regressionen wurden berechnet:

Darmlänge L (mm)	=	85 $W^{0,31}$	(r^2 = 0,59)
Darmvolumen V (mm^3)	=	368 $W^{0,64}$	(r^2 = 0,77)
Darmnettovolumen V_{net} (mm^3)	=	227 $W^{0,70}$	(r^2 = 0,73)
Serosafläche S (mm^2)	=	626 $W^{0,48}$	(r^2 = 0,73)
Mucosafläche M (mm^2)	=	4260 $W^{0,40}$	(r^2 = 0,78)
Durchgangszeit D (min)	=	53 $W^{0,40}$	(r^2 = 0,69)

Das Bestimmtheitsmaß r^2 läßt eine gute Anpassungsgenauigkeit der gefundenen Regressionen für V, V_{net}, S, M und D, eine geringere Anpassungsgenauigkeit für L erkennen.

4. Bei einigen Untersuchungsergebnissen ist die Zuordnung zu einer der drei aufgestellten Gruppen unsicher. So ist das Darmlängen-Körperlängen-Verhältnis bei den Crocidura-Arten größer als bei den Suncus-Arten, ohne daß der Unterschied abzusichern wäre. Ob diese Werte als auf dem gleichen Niveau befindlich anzusehen sind oder ob sich hier eine Gattungsspezifität andeutet, ist nicht zu entscheiden. Bei der Kotfrequenz ist eine Beziehung zur Körpergröße erkennbar, gleichzeitig jedoch auch eine Sonderstellung der Etruskerspitzmaus gegenüber den anderen Arten. Ähnliches gilt für das Verhältnis der Durchgangszeit zur Aktivitätsphasenlänge. Für die Länge und Dichte der Magendrüsen ist eine Zuordnung der Meßergebnisse nicht möglich, weil nur zwei der vier Arten untersucht wurden. Eine Körpergrößenabhängigkeit dieser Werte ist denkbar, ebenso auch ein Sonderstatus der Etruskerspitzmaus oder eine Gattungsspezifität.

D Diskussion

Während es eine Fülle von deskriptiven anatomischen und histologischen Untersuchungen des Darmtrakts von Säugetieren gibt, sind quantitative Arbeiten bis heute selten unternommen worden. Dies liegt zweifellos an den Schwierigkeiten, zu reproduzierbaren Meßergebnissen zu gelangen.
Aus diesem Grund sollen zunächst die in dieser Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden erörtert werden, bevor die Untersuchungsergebnisse diskutiert werden.

1. Untersuchungsmethoden

1.1. Zur Problematik von Längenmessungen am Verdauungstrakt

Unfixierte, frisch entnommene Därme sind äußerst dehnbar. Werden sie "ohne Zug" oder "soeben ausgestreckt" gerade gelegt und vermessen, wie dies verschiedene Untersucher getan haben, so ist das Ergebnis notwendigerweise recht variabel. MANGOLD (1951), HARDER (1951) und SCHULTZ (1965) beklagen die schlechte Vergleichbarkeit der mit solchen, nicht reproduzierbaren Methoden gewonnenen Ergebnisse von Darmlängenmessungen.
Bisher ist noch keine befriedigende Methode entwickelt worden, die für alle Tiergrößen und Darmkonstruktionen anwendbar wäre.

MANGOLD, der vor allem Nutztiere (Schwein, Pferd, Kaninchen, Wiederkäuer und Geflügel) untersuchte, arbeitete mit HAESLER eine Methode aus, "bei der die Darmteile in langen Wannen mit physiologischer Kochsalzlösung suspendiert und durch eine Gewichts-

belastung bis eben zum Ausgleich ihrer Krümmungen ausgestreckt gemessen werden" (MANGOLD 1951, S.8). HARDER wandte die Arbeitsweise an, "den Darm unter Belassung der Serosa und ohne jede Zerrung vom Mesenterium abzutrennen und durch Hindurchgleitenlassen durch die nasse Hand auf einer nassen Unterlage, ohne willkürliche Zerrung, auszulegen und zu messen. Bei großen Tieren muß der Darm dabei im Zickzack gelegt werden." (HARDER 1951, S. 28/29). Auch HARDER arbeitete mit relativ großen Säugern, Schafen und Kaninchen.
Bei Kleinsäugern wird ebenfalls meist der von den Mesenterien befreite Darm so weit gestreckt, daß er gerade liegt, nicht darüber hinaus, was "noch in erheblichem Maße möglich gewesen wäre" (EISENTRAUT, zit. nach SCHULTZ 1965, S.247). Ich habe durch wiederholte Messungen von nach dieser Methode ausgelegten Därmen (Hausmaus, Hausspitzmaus) festgestellt, daß dabei die Meßergebnisse selbst des gleichen Untersuchers stark schwanken. Am wenigsten ist dies der Fall, wenn die Präparation unter Wasser durchgeführt wird. Auch das Auslegen auf einer nassen Glasplatte (MYRCHA 1964, GEBCZYNSKA und GEBCZYNSKI 1971) führt zu besseren Ergebnissen als die Verwendung jeden anderen Untergrunds. MÜLLER (1919, zit. nach HARDER 1951,S.29) vermaß die Länge von frei aufgehängten Därmen. Diese Methode hätte bei Kleinsäugern den Vorteil eines vom Untersucher unabhängigen Dehnungsfaktors, bewirkt aber gleichzeitig eine unterschiedlich starke Dehnung verschiedener Darmabschnitte; deshalb halte ich sie für unbrauchbar.

Aus diesen Gründen habe ich die Meßergebnisse an frischen Därmen nicht verwendet, sondern bei allen untersuchten Spitzmäusen eine einheitliche und reproduzierbare Fixierungsmethode, nämlich das

Fixieren unter einheitlichem Druck, angewandt. Die gewählte Höhe des Drucks (12 cm Wassersäule) war diejenige, die soeben ausreichte, um beim Durchspülen den Darm vom Inhalt zu befreien. Zwar lassen sich auch fixierte Därme noch dehnen, jedoch längst nicht so stark wie frische. Breitet man so behandelte Därme nach dem Aufschneiden längs des dorsalen Mesenteriums flach auf einer nassen Glasplatte aus, so sind die Meßergebnisse recht zuverlässig, wie ich bei wiederholten Messungen feststellte. Der Schrumpfungsfaktor bei der hier angewandten Fixierung mit Isopropanol-Eisessig (3:1) betrug ca. 10% vom Frischwert. EISENTRAUT (1950) stellte bei Alkoholkonservierung ein Verhältnis von 125:100 zwischen frischen und fixierten Därmen fest. Den Schrumpfungsfaktor genauer zu bestimmen ist wegen der Unsicherheit der Frischmessung wohl nicht möglich.

1.2. Techniken der Oberflächenbestimmungen der Darmmucosa

Bei einer Reihe von Versuchen, die Mucosafläche des Darms zu bestimmen (CUVIER 1805, KRAUSE 1879, MAGNAN 1912, VINTRUMP 1922, KROGH 1922, VERZAR u. DOUGALL 1936, SASS 1939), haben die Autoren keine Angaben zur verwendeten Arbeitstechnik gemacht; in einigen Fällen (HEIDENHAIN 1888, HLADIK 1967) ist die Arbeitsweise wegen unvollständiger Angaben nicht nachvollziehbar.
In der Tabelle 30 sind verschiedene Techniken der Untersuchung und Berechnung der Mucosaarchitektur, die bisher verwandt wurden, zusammengestellt.

Tabelle 30: Übersicht der verschiedenen Arbeitsmethoden zur Bestimmung von Zottenoberfläche und -dichte und der Berechnungsweisen des Faktors der Oberflächenvergrößerung bzw. der Gesamtmucosafläche

Autor	Objekt	Fixierung	Präparat	Messung	Berechnung
Heidenhain 1888	Hund	Osmiumsäure, Alkohol	Handschnitte	Objektmikrometer, Zählung von Zotten pro Längeneinheit, Zottenmaße von Spee übernommen	Zotten als Zylinder
Warren 1939	Hund	Formol 10% unter Druck von 60 cm Wassersäule	Celloidineinbettung, Längs- und Querschnitte	Projektion, Vergrößerung 80fach, Messung der Serosa- u. Mucosalinie mit Meßrand	Näherungsformel: $\frac{EA}{SA} = \frac{MC}{SC} + \frac{ML}{SL} - 1$ (Erläuterung s. Text)
Wood 1944	Katze, Ratte	Pikrinsäure in Dioxan	Paraffineinbettung, Längs- u. Querschnitte	Projektion, Messung nach Warren	nach Warren
Fisher u. Parsons 1950	Ratte	Bouin + Ringerlösung 1:1, 50 ml	Parafineinbettung, Längs- u. Querschnitte 8 um	Projektion 50fach, Messung nach Warren, zusätzlich Messung zottenfreier Mucosastrecken	modifiziert nach Warren
Hladik 1967	versch. Primaten	Mazeration 2-6 Stunden in Wasser, Einfrieren	Abspülen des Mucosaepithels	Stereomikroskop, Mikrofotos	nicht angegeben
Clarke 1970	Ratte	Alkohol-Eisessig, 0,15 ml pro cm Darmlänge	Stückfärbung nach Feulgen, Mikrofotos, Abpräparieren von Einzelzotten	Zottendichte: Auszählen von Fotos, Zottenmaße: Binokular mit Okularmikrometer	Zotten: als elliptischer Körper mit seitenparalleler Grundfläche
Barry 1976	versch. Kleinsäuger	Formol 10%, bis zum Anschein natürlicher Füllung	Aufteilung des Dünndarms in fünf gleichlange Abschnitte	Dichte und Zottenmaße: Binokular mit Objekt- u. Okularmikrometer	Zotten: als Prisma

WARREN (1939) entwickelte eine reproduzierbare Methode, die von mehreren Nachfolgern, zum Teil in modifizierter Form (WOOD 1944, FISHER u. PARSONS 1950, PERMEZEL u. WEBLING 1971, BOYNE et al. 1966) übernommen wurde. Sie beruht auf dem Prinzip, histologische Längs- und Querschnittpräparate des Darms mit 50 - 80 facher Vergrößerung zu projizieren und die Umrißlinien von Mucosa und Serosa mit einem Meßrand auszumessen. Aus den Längenverhältnissen von Mucosa und Serosa wird dann auf deren Flächenverhältnis geschlossen:

$$\frac{\text{Geschätzte (Mucosa)fläche}}{\text{Serosafläche}} = \frac{\text{Mucosaumfang}}{\text{Serosaumfang}} + \frac{\text{Mucosalänge}}{\text{Serosalänge}} -$$

WARREN sah diese Berechnungsweise selbst nur als Näherungsformel an.
Von der Berechnung abgesehen, liegt ein Nachteil dieser Arbeitsmethode darin, daß die Darmzotten genau parallel (wobei es gleichgültig ist, ob senkrecht oder schräg zur Serosafläche) stehen müssen; biegen sie sich in der Schnittebene zueinander, so wird die Mucosafläche zu groß, biegen sie sich auseinander, so wird sie zu klein geschätzt.

Eine andere Bestimmungsmethode der Mucosafläche besteht darin, an gefärbten oder ungefärbten Stückpräparaten von Därmen Zottenlänge, -durchmesser und -dichte zu messen. Zur Berechnung der Oberfläche einer Einzelzotte wird das Modell eines geometrischen Körpers verwendet: Zylinder (HEIDENHAIN 1888), elliptischer Körper auf seitenparalleler Grundfläche (CLARKE 1970), Prisma (BARRY 1976). Keiner dieser Körper entspricht allen bei den hier untersuchten Spitzmäusen gefundenen Zottenformen. Zwar beschreibt der Zylinder die langen Zotten des Duodenums, das Prisma und der elliptische Körper

die niedrigen Zotten des Colons einigermaßen genau, im umgekehrten Fall aber ist die Ähnlichkeit gering. Dagegen erscheint das Modell des Rotationsparaboloids geeignet, sowohl den extremen als auch allen intermediären Formen annähernd gerecht zu werden. In der Arbeit von BARRY (1976), unter dessen acht untersuchten Kleinsäugern sich eine Spitzmaus (Blarina brevicauda, Soricinae) befindet, sind Einzelparameter wie Länge, Längs- und Querdurchmesser und Dichte pro mm^2 angegeben. So ist es möglich, Vergleiche zwischen den Ergebnissen verschiedener Rechenmethoden anzustellen:

Dünndarmabschnitt	Mucosafläche (mm^2) pro mm^2 Serosafläche bei Berechnung als	
	Prisma	Rotationsparaboloid
I	5,93	5,44
II	6,40	5,57
III	4,36	4,07
IV	3,32	3,04
V	3,00	2,81

Wie vermutet, ist der methodisch bedingte Unterschied zwischen den Ergebnissen in den vorderen Dünndarmabschnitten größer als in den hinteren. Bei den flachen Dickdarmzotten (die BARRY nicht untersucht hat) wäre er wahrscheinlich noch geringer.

Dennoch steckt auch in der Berechnung der Zottenoberfläche als Oberfläche eines Rotationsparaboloids ein systematischer Fehler. Die dabei angenommene kreisförmige Grundfläche entspricht nicht der Wirklichkeit: In nahezu allen Fällen sind Längs- und Querdurchmesser der Zottenbasen ungleich. Das heißt, daß der Zottenform am ehesten die Hälfte eines sphärischen Ellipsoids entsprechen würde;

bei der Berechnung seiner Oberfläche müßte der Ellipsenumfang allerdings im Näherungsverfahren geschätzt werden. Deshalb wurde die Zottengrundfläche näherungsweise als Kreis angenommen, dessen Durchmesser als Mittelwert aus Längs- und Querdurchmesser berechnet wurde. Der entstehende Fehler dürfte in den Fällen bedeutend sein, in denen die Zottenbasen beträchtlich von der Kreisform abweichen. Solche Zotten wurden nur in der kurzen Zone des Übergangs von Dickdarmzotten in die Rektumfalten gefunden; bei der hier verwendeten Präparationsmethode wurden sie nicht erfaßt.

Zur Berechnung der Mucosafläche pro Serosaflächeneinheit ist die Kenntnis der Zottendichte notwendig. Deren Werte sind in starkem Maße von der Fixierungsmethode abhängig; hier besteht sicherlich die größte mögliche Fehlerquelle. Die Darmwand reagiert im lebensfrischen Zustand auf den Reiz der Fixierung mit Kontraktion; andererseits kann sie beim Einfüllen des Fixierungsmittels unter Druck überdehnt werden. Beim Fixieren ohne Druck wird also ein hoher Oberflächenvergrößerungsfaktor und eine relativ geringe Gesamtmucosafläche resultieren, bei Anwendung von starkem Druck werden die umgekehrten Fälle eintreten. Vergleichbar sind also nur die Ergebnisse von Autoren, die ähnliche Fixierungsmethoden angewendet haben. BARRY füllte Fixierungsmittel "bis zum Anschein natürlicher Füllung" ein, andere Untersucher fixierten unter konstantem Druck (WARREN 1939, WOOD 1944, FISHER u. PARSONS 1950, PERMEZEL u. WEBLING 1971, BOYNE et al. 1966) oder füllten pro cm Darmlänge eine bestimmte Menge Fixierungsmittel (0,15 ml bei Ratten, CLARKE 1970) ein.

1.3. Methoden zur Bestimmung der Durchgangszeit

Die meisten Untersuchungen zur Verdauungszeit wurden bisher in der landwirtschaftlichen Forschung, also überwiegend bei mittelgroßen bis großen Pflanzenfressern durchgeführt. Hier erwies es sich als vorteilhaft, gefärbte Strohpartikel oder andere im Kot identifizierbare unverdauliche Markierer (Plastikkügelchen u.ä.) mitzuverfüttern. Auch radioaktive Merksubstanzen wurden verwendet.
Eine andere Methode besteht darin, eine am Röntgenschirm erkennbare Substanz (z.B. Bariumsulfat) zwangszufüttern und die Verdauungstätigkeit (die dann allerdings nur im Transport der unverdaulichen Substanz besteht) direkt am Röntgenschirm zu verfolgen.
Bei fleisch- und pflanzenfressenden Kleinsäugern wurde das Futter selbst meist mit basischem Fuchsin (Fuchsindiamant) oder Bariumsulfat markiert (LENKEIT u. HABECK 1930, PESSERL 1939, CASTLE 1956, GILL 1957, KOSTELECKA-MYRCHA u. MYRCHA 1964, 1965).

PESSERL beschreibt die Verteilung von Fuchsindiamant im Kot so: "Die Fäces waren anfangs ganz schwach, die Hauptmenge dagegen deutlich rot gefärbt. Gegen Ende des Versuches nahm die Farbe wieder an Deutlichkeit ab." (S.255). Das Ergebnis eines solchen Versuches ist also nicht ein Meßwert, der die Zeitspanne zwischen der Aufnahme von markiertem Futter und der Abgabe von markiertem Kot angibt, sondern eine Reihe von Meßwerten vom Erscheinen der ersten Farbspuren im Kot bis zum Aufhören der Markierung. Dieser Zeitraum kann außerordentlich lang sein. HALTENORTH (1973, S. 1246) stellt in einer Tabelle eine Reihe von Versuchsergebnissen mit Beginn und Ende der Kotabgabe zusammen, von denen hier einige Beispiele zitiert seien:

Art	Beginn der Kotabgabe nach	Ende der Kotabgabe nach
Nasenbär	1 h 45 min	28 h
Wildkatze	3 h	72 h
Wolf	23 h	56 h
Potto	34 h	190 h
Mensch	13 h	22 h
Schwein	11 h	5 Tage

Sammelt man den Kot stündlich auf und schätzt nach Beendigung des Versuchs die prozentualen Anteile der Markierungssubstanz in den einzelnen Portionen, so erhält man eine Kurve, die zunächst steil ansteigt und, sobald etwa 90% des Markierers ausgeschieden ist, flach verläuft. Als Ergebnis solcher Versuche wird dann angegeben, wann 5, 50, 90 und 100% des Farbstoffs ausgeschieden worden sind.

Ich habe in Vorversuchen festgestellt, daß Chrom-III-oxid, ein grüner, in der Agrar- und Veterinärforschung meist für Großtiere verwendeter Farbstoff wesentlich weniger über den Darminhalt verteilt wird. KOSTELECKA-MYRCHA und MYRCHA (1964) untersuchten die Durchgangszeit bei Neomys fodiens für mit basischem Fuchsin gefärbte Mehlwürmer und erhielten als Ergebnis, daß 50% des Farbstoffs nach durchschnittlich einer Stunde und 13 Minuten, 90% nach 2 Stunden 14 Minuten und 100% nach 4 Stunden und 15 Minuten ausgeschieden waren. Ich habe an zwei Neomys fodiens je vier mit Chrom-III-oxid gefärbte Mehlwürmer verfüttert und festgestellt, daß dabei nur eine Kotportion gefärbt wurde. Die durch Beobachtung festgestellten Durchgangszeiten waren bei einem juvenilen Männchen 122 und in einem weiteren Versuch 258 Minuten, bei einem

adulten Weibchen 122 und 124 Minuten. Die drei kürzeren Durchgangszeiten stimmen mit dem 90%-Wert, die längere mit dem 100%-Wert von KOSTELECKA-MYRCHA und MYRCHA gut überein. Die längere Durchgangszeit war dadurch gekennzeichnet, daß sie zwei Aktivitätsphasen des Tieres umfaßte, die kürzeren jeweils nur eine.
Es ist also festzustellen, daß mit beiden Markierungsmethoden vergleichbare Ergebnisse zu erzielen sind, wobei der mit Chrom-III-oxid durch direkte Beobachtung gefundene Wert ungefähr der Zeit entspricht, in der 90% des Fuchsins ausgeschieden wird.
PESSERL hatte, um die gleichzeitige Aufnahme einer bestimmten Nahrungsmenge sicherzustellen, ihre Mäuse und Vögel in der Nacht vor Versuchsbeginn hungern lassen. Dies Verfahren kürzt die Gesamtdauer des Versuches enorm ab, da man nicht lange auf die Nahrungsaufnahme zu warten braucht. Ich vermute jedoch, daß die Folge davon Verdauungszeiten sein könnten, die von denen unter Normalbedingungen abweichen. Zumindest wäre zunächst mit einer gesteigerten Aktivität der Spitzmäuse, nach einigen Stunden mit Eintreten von Torpor (VOGEL 1974, NAGEL 1977) zu rechnen. Welchen Einfluß beide Zustände auf das Verdauungsgeschehen haben, ist unbekannt. Ich habe deshalb die Spitzmäuse nie hungern lassen und den Zeitaufwand, den das Abwarten der freiwilligen Aufnahme markierten Futters mit sich bringt, in Kauf genommen. Auch während des Versuchs stand den Tieren immer ungefärbtes Futter ad libitum zur Verfügung.

2. Untersuchungsergebnisse

2.1. Zur möglichen Rolle des Speichels bei Beutefang und Wiederkauen und zur Funktion des Enddarmleckens

Die lähmende Wirkung der Bisse von Etruskerspitzmäusen auf bestimmte Beutetiere erscheint mir ganz offensichtlich. Bei den drei größeren untersuchten Arten von Weißzahnspitzmäusen möchte ich sie nicht ausschließen, jedoch kann ich sie bei keiner der Arten durch vergleichbar deutliche Beobachtungen wie bei der Etruskerspitzmaus belegen. STINE und DRYDEN (1977, S. 309) sprechen von der Giftigkeit des Speichels der Moschusspitzmaus für Menschen und vermuten: "... it is possible that the discomfort resulting from its bites is caused by enzymatic tissue diruption".

Für die Rotzahnspitzmausarten Blarina brevicauda (PEARSON 1942) und Neomys fodiens (PUCEK 1957 u. 1968) ist eine Giftwirkung des Speichels nachgewiesen worden; verantwortlich dafür wird eine Proteinkomponente des Unterkieferspeicheldrüsensekrets gemacht, deren Struktur bis heute noch nicht aufgeklärt werden konnte. PEARSON (1950) fand bei der Untersuchung von Submaxillarspeicheldrüsen von Neomys und Blarina auffällige Abschnitte in den Sekretgängen, deren Zellen von acidophilen Granula erfüllt waren. Ähnliche Bildungen habe ich bei histologischen Präparaten der Submaxillarspeicheldrüsen von Etruskerspitzmäusen nicht feststellen können. Auch WADHERA und SIVARAM (1971) entdeckten keinen auffälligen Befund in den Speicheldrüsen der Moschusspitzmaus. Dennoch halte ich das Vorkommen eines Toxins im Speichel zumindest bei den beiden Suncus-Arten für sehr wahrscheinlich.

Das Vermögen, relativ große Beutetiere zu immobilisieren, erweitert das Nahrungsspektrum vor allem der kleinen Etruskerspitzmaus beträchtlich. Vermutlich erschöpft sich seine Funktion aber nicht in dieser Bedeutung, sondern geht noch darüber hinaus. Bereits LAWRENCE (1945) wies auf eine mögliche Verdauungsfunktion des Blarina-Toxins hin: "All the evidence available on the effect of Blarina poison and of reptile venom, particularly that of the cobra, suggests very strongly that these saliva secretions resemble each other closely. Since snake venom is known to have a strong digestive action on protein, it is further suggested that Blarina saliva, in contrast to that of other mammals, may also have this property." Diese Deutung wird unterstützt durch die Beobachtungen von STINE und DRYDEN (1977) zum 'lip-licking behavior' bei nestjungen Moschusspitzmäusen: in der Zeit vom vierten bis zum achtzehnten Lebenstag suchen die Jungen unmittelbar nach dem Säugen das Maul der Mutter auf und lecken durchschnittlich mehr als eine Minute lang an der Innenseite der Unterlippe, unmittelbar vor den Incisiven. Unter anderen möglichen Bedeutungen halten die Autoren es für am wahrscheinlichsten, daß sie dabei mit dem Speichel der Mutter Verdauungsenzyme aufnehmen. Wir müssen die Publikation ihrer zur Zeit dazu unternommenen Versuche abwarten, um zu wissen, ob diese Vermutung sich bestätigt.

Bei einer Mindestdauer der Gesamtverdauung von 33 Minuten bei der Etruskerspitzmaus nimmt das Kauen allein schon einen meßbaren Anteil an dem ganzen Prozeß ein. Falls während des Kauens nicht nur Carbohydrasen, sondern bereits Proteinasen im Speichel wirksam sind, wäre dies eine sehr effektive Nutzung der dafür verwendeten Zeit.

Die Bedeutung des Wiederkauens sehe ich in einem ähnlichen Licht. Daneben mag auch das weitere Zerkleinern von scharfkantigen Chitinpartikeln eine Rolle spielen (GERAETS 1978). STINE und DRYDEN (1977) erwähnen das Wiederkauen auch für die Moschusspitzmaus, bei der ich es nicht beobachtet habe.

Das bei allen untersuchten Arten regelmäßig auftretende Enddarmlecken ist in seiner Bedeutung noch ungeklärt. Ein Zusammenhang mit der Verdauungstätigkeit (CROWCROFT 1957 , LOXTON et al. 1975) wird vermutet, jedoch gehen bisher alle Autoren von der Annahme aus, es handele sich dabei um die Aufnahme von Darminhalt ("coprophagy"). Aufgrund zweimaliger zweifelsfreier Beobachtung, daß eine weißliche Flüssigkeit aus der Falte zwischen Afterrand und vorgestülptem Rektum hervorquoll, ist für mich die Vermutung naheliegend, daß es sich dabei um Ausscheidungen von Analdrüsen (ORTMANN 1960) handeln könnte. Durch das Hervorstülpen des Enddarms wird möglicherweise ein Druck auf diese Drüsen ausgeübt, der die Abgabe des Sekrets bewirkt. SCHAFFER (1940) untersuchte die Histologie der Analdrüsen von Soricinen und machte in diesem Zusammenhang die interessante Bemerkung (S.106), sie seien den Submaxillarspeicheldrüsen so ähnlich, daß man sie geradezu als Afterspeicheldrüsen bezeichnen könnte. Es erscheint mir allzu spekulativ, die Bildung eines verdauungsfördernden Enzyms in den Analdrüsen anzunehmen, ich vermute jedoch, daß das Enddarmlecken in irgend einer Form der Verdauung förderlich ist, z.B. durch Anregung des Speichelflusses oder durch Einwirkung auf dessen Zusammensetzung.

2.2. Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit

In der Ontogenese aller Säuger entwickelt sich das einfache, gerade Darmrohr zum differenzierten, vielfach gewundenen Magen-Darm-Kanal. Aus dieser Entwicklung resultiert eine relative Verlängerung des Darms; die kürzeste bisher gemessene Darmlänge bei einem Säugetier (Thyroptera spec., SCHULTZ 1970, S.83) erreicht seine Kopf-Rumpf-Länge. Ist die Größe des Eingeweideraums vorgegeben, so geht die Darmverlängerung mit einer Verringerung des Darmlumens einher. Damit ergibt sich eine erhebliche Vergrößerung sezernierender und resorbierender Flächen pro Volumeneinheit Darminhalt; zudem begünstigt der relativ geringe Darmdurchmesser die Geschwindigkeit, mit der zentral gelegene Chymusanteile von den Verdauungssäften erreicht werden.

Diese Änderung des Längen-Durchmesser-Verhältnisses erhöht also die Effizienz des Verdauungsgeschehens. Auf der anderen Seite bringt sie aber eine Zunahme der Darmwandmasse mit sich; diese Darmwandmasse nimmt (bei zunehmender Darmlänge) selbst einen zunehmenden Anteil des zur Verfügung stehenden Bauchraums ein und verringert damit das Fassungsvermögen für Nahrung.

Aus den angedeuteten Zusammenhängen geht hervor, daß die isolierte Betrachtung nur eines Parameters keine Grundlage einer Beurteilung der Leistungsfähigkeit eines Verdauungstrakts liefern kann. Dennoch sollen in diesem Abschnitt zunächst die Größen diskutiert werden, die bisher das Interesse der meisten Untersucher des Säugetierdarmtrakts gefunden haben, nämlich Darmlänge und Durchgangszeit.

Obwohl zahlreiche Daten zur Darmlänge von Säugetieren vorliegen (CRAMPE 1872, HAESLER 1930, MANGOLD u. HAESLER 1930, JAKOBSHAGEN 1937, PESSERL 1939, HOLMGREN 1944, MANGOLD 1950, HARDER 1951, SCHULTZ 1965), ist es nahezu unmöglich, sie miteinander oder mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung zu vergleichen (vergl. Abschnitt 1.1.). Die heftig umstrittene Frage, in welcher Beziehung Darmlänge und Ernährungsweise stehen, stand dabei meist im Mittelpunkt des Interesses (BABAK 1906, KLATT 1926, MANGOLD 1950, GORGAS 1967).
Darmlängen werden häufig in Beziehung zur Kopf-Rumpf-Länge angegeben. Diese Art der relativen Darmlängendarstellung halte ich dann für zulässig, wenn es sich um Tiere verschiedener Körpergröße, aber vergleichbarer Körpergestalt handelt. Häufig werden mit diesem Verfahren jedoch Tiere verglichen, die verschieden gebaut sind (Igel und Iltis z.B. haben bei gleichem Körpergewicht sehr unterschiedliche Kopf-Rumpf-Längen). Die so gewonnenen relativen Darmlängen können dann u.U. eher die Topographie des Darmkonvoluts, z.B. den Grad seiner Aufwindung, als das Verhältnis der Darmlänge zur Körpergröße widerspiegeln. HESSE u. DOFLEIN (1910) wiesen bereits auf diesen Sachverhalt hin.

Gestalt und Darmlängen naher verwandter Säuger von gleicher oder ähnlicher Ernährungsweise, die sich im Körpergewicht unterscheiden, sind selten untersucht worden. HARDER (1951) maß die Darmlängen von Wildkaninchen und 9 Hauskaninchenrassen und von zwei Schafrassen, ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (1907) und HUTTERER (1976) machten Angaben zur Darmlänge von Wald- und Zwergspitzmaus. SCHULTZ (1965) untersuchte den Darmtrakt einer großen Zahl von Fledermausarten, wobei er auch deren Länge

maß. In GORGAS' Studie über den Magen-Darm-Kanal der Sciuromorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha (1967) werden ebenfalls Darmlängen angegeben.

Die beiden letztgenannten Autoren haben zwar absolute oder auf die Kopfrumpflänge bezogene Darmlängen genannt, jedoch fehlen in ihren Arbeiten leider die Daten zu Größe oder Gewicht ihrer Untersuchungsobjekte. Abgesehen von einer Bemerkung von SCHULTZ (S.383): "...die kleinsten Formen mit den absolut und relativ kürzesten Därmen..." ist beiden Arbeiten nicht zu entnehmen, in welcher Beziehung Körpergröße und Darmlänge stehen. Das ist bedauerlich, weil hier mehrfach zahlreiche Vertreter eines engen Verwandtschaftskreises, etwa einer Gattung, bearbeitet wurden.

HARDER's Befunde sind an Haustieren erhoben worden und daher nur mit Vorsicht zu einem Vergleich heranzuziehen. Seine Ergebnisse zum Verhältnis der Darmlänge (bezogen auf die Wirbelsäulenlänge) zur Körpergröße sind nicht ganz eindeutig: zwar haben die beiden kleinsten Kaninchenrassen (wobei das Wildkaninchen sich in die Reihe einfügt) die kürzesten relativen Darmlängen, die längste findet er jedoch bei einem Kaninchen mittleren Gewichts. Bei den beiden Schafrassen hat die schwerere die größere relative Darmlänge.
HUTTERER (1976) maß die Darmlänge an je 19 frischtoten Exemplaren von Sorex araneus und Sorex minutus. Mit durchschnittlich 303 mm hat die Waldspitzmaus einen doppelt so langen Darm wie die Zwergspitzmaus mit 158 mm. Die relativen Darmlängen (bezogen auf die Kopfrumpflänge) verhalten sich ähnlich: Waldspitzmaus 4,8, Zwergspitzmaus 3,3.

ÄRNBÄCK-CHRISTIE-LINDE (1907) bezog die Darmlänge

auf die Totallänge des Körpers und gibt Quotienten von 2,6:1 für die Waldspitzmaus, 2,3:1 für die Zwergspitzmaus an.
Ich betrachte die absoluten Zahlenangaben mit Vorbehalt, da die Meßmethoden unterschiedlich sind; den gefundenen Unterschied zwischen den beiden Arten sehe ich jedoch als sicher an.

Bei den untersuchten Weißzahnspitzmäusen hat innerhalb der beiden Gattungen jeweils die größere Art auch den größeren Darmlänge-Kopfrumpflänge-Quotienten. Der zwischen den beiden Gattungen gefundene Unterschied ist jedoch größer als der zwischen den Arten festgestellte. Möglicherweise ist dieser Befund eine Bestätigung für die Auffassung von GORGAS (1967), mit Darmlängenmessungen seien eher gruppenspezifische als adaptive Tendenzen aufzuzeigen.
Zudem ist die Voraussetzung, die vier untersuchten Arten seien von gleicher Körpergestalt, nur bedingt richtig. Ein Vergleich der Körperumrisse in verschiedenen Stellungen, von der Seite und von oben gesehen, zeigt, daß die Crocidura-Vertreter von eher ovaler, die Suncus-Vertreter von eher eckiger Gestalt sind (Abb. 19).
Insgesamt sind die relativen Darmlängen der Spitzmäuse, verglichen mit denen anderer Säuger, sehr klein. Ähnliche Werte (zwei- bis dreifache Körperlänge) finden sich nur bei einer Gruppe ebenfalls sehr kleiner Säuger, den Microchiropteren (SCHULTZ 1965).

Da das Gewicht bei zunehmender Körperlänge nicht proportional mit der Länge selbst, sondern proportional zur dritten Potenz der Länge wächst, nimmt die Darmlängen/Körpergewichtsrelation der untersuchten Arten bei steigendem Körpergewicht stark ab. Dies erklärt den niedrigen Wert des Exponenten bei der errechneten Regression für Darm-

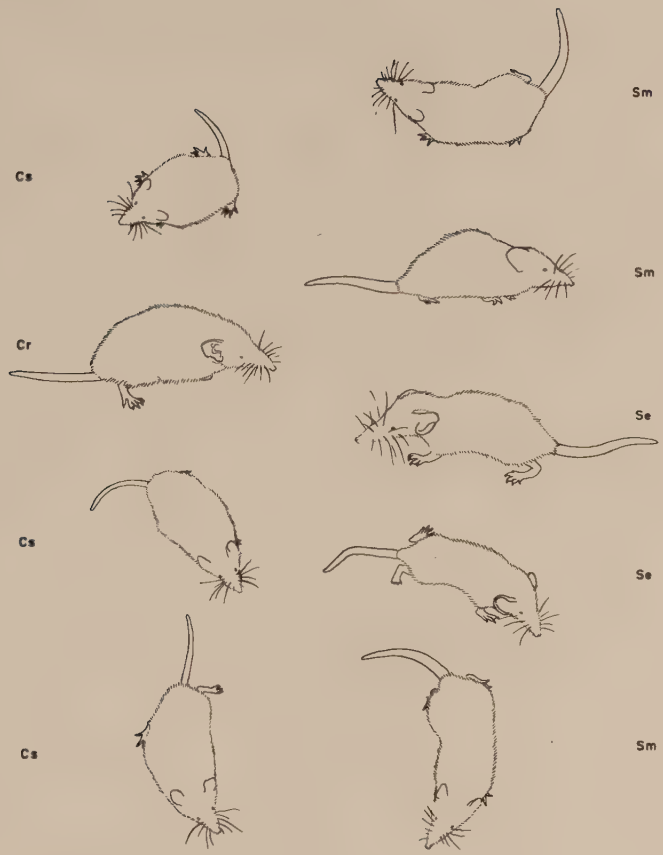

Abb. 19: Körpergestalt bei Vertretern der Gattungen Crocidura (linke Bildhälfte) und Suncus (rechte Bildhälfte). Cs: Crocidura suaveolens, Cr: Crocidura russula, Sm: Suncus murinus, Se: Suncus etruscus. Zeichnungen von Crocidura suaveolens, Suncus murinus und S. etruscus nach eigenen Fotografien, Zeichnung von Crocidura russula nach einem Foto von FONS (1972). Natürliche Größenverhältnisse nicht berücksichtigt.

länge und Körpergewicht. Für das Darmvolumen wäre dagegen eine Proportionalität zum Körpergewicht zu erwarten.
Die Durchgangszeiten der vier Arten sind deutlich mit dem Körpergewicht korreliert. Eine Zusammenstellung von Messungen der Verdauungszeit, die an anderen Säugern unternommen wurden (Tab.31), bestätigt diesen Zusammenhang, zumindest innerhalb von Gruppen, die einen ähnlich gebauten Darmtrakt haben. Die mit 2,5 g Körpergewicht leichteste Art, die Rotzahnspitzmaus Sorex minutissimus, hat noch etwas niedrigere Minima und Maxima der Durchgangszeit als die wenig schwerere Etruskerspitzmaus. Die beiden größten untersuchten Insektenfresser, Moschusspitzmaus und Maulwurf, stimmen in ihren Minima ungefähr überein. Eine Ausnahme macht die Wasserspitzmaus; obwohl sie deutlich schwerer ist als Gartenspitzmaus und Hausspitzmaus, ist ihre Verdauungszeit erheblich kürzer. Ich habe bei Vergleichsmessungen an zwei Wasserspitzmäusen ähnliche Daten wie die hier referierten erhalten. Leider gibt es keine Messungen an Wald- und Zwergspitzmäusen. So muß die Vermutung, die Regression sehe bei Soricinen möglicherweise anders aus als bei Crocidurinen, reine Spekulation bleiben.
Die Durchgangsgeschwindigkeit verhält sich anders als die Durchgangszeit. Mit einer Schwankungsbreite von 4,3 - 5,5 cm/h sind die zwischen den vier Arten gefundenen Unterschiede gering. Eine Beziehung zur Körpergröße ist nicht feststellbar. Damit stellt sich heraus, daß die Durchgangszeit in starkem Maße von der absoluten Darmlänge abhängt.
Angesichts dieser Tatsache ergeben sich besondere Probleme für die Etruskerspitzmaus. Ihr Aktivitätsrhythmus bringt es mit sich, daß die durchschnittliche Dauer einer Aktivitätsphase, also ein aktiver Schub mit sich daran anschließender Ruhepause,

Tabelle 31: Durchgangszeiten der Nahrung durch den Verdauungstrakt bei Säugetieren (Deutsche Namen bei Haus- und Labortieren, $^{+}$: 90% des Markierers ausgeschieden, $^{++}$: 50% des Markierers ausgeschieden)

Art	Gewicht (g)	Durchgangszeit Mittelwert	Minimum	Maximum	Autor
Marsupialia:					
Phascolomys mitchelli			48 h	144 h	Honigmann 1936
Trichosurus vulpecula			10 h	96 h	Honigmann 1936
Trichosurus vulpecula			8 h	120 h	Gilmore 1970
Insectivora:					
Sorex minutissimus	2,5		25 min	110 min	Skarén 1978
Neomys fodiens		134 min^{+}		255 min	Kostelecka-Myrcha u. Myrcha 1964
Suncus etruscus	3,3	89 min	33 min	148 min	
Suncus murinus	45,5	336 min	200 min	532 min	diese Arbeit
Crocidura suaveolens	8,4	214 min	76 min	491 min	diese Arbeit
Crocidura russula	11,4	253 min	91 min	497 min	diese Arbeit
Talpa europaea	96,6		188 min		Pesserl 1939
Chiroptera:					
Myotis myotis	26,8	324-548min	35-43 min		Pesserl 1939
Plecotus auritus			49 min		Pesserl 1939
Nyctalus noctula			67 min		Pesserl 1939
Primates:					
Cercopithecus aethiops			60 min	68 h	Honigmann 1936
Cercopithecus tantalus			60 min	72 h	Honigmann 1936
Cebus fatuellus			70 min	27 h	Honigmann 1936
Perodicticus potto			34 h	190 h	Honigmann 1936
Lemur fulvus			45 min	54 h	Honigmann 1936
Hapale jacchus			40 min	23 h	Honigmann 1936
Edentata:					
Euphractus villosus			35 h	130 h	Honigmann 1936
Choloepus didactylus			96 h	1128 h	Honigmann 1936
Lagomorpha:					
Kaninchen			5 h	120 h	Mangold 1950
Rodentia:					
Myocastor coypus		10,4 h			Gill-u.Bieguszewski 1960
Microtus arvalis		6,3-27,3 h^{+}		17,3-44,3h	Kostelecka-Myrcha u. Myrcha 1964
Microtus agrestis		6,1-26,1 h^{+}		17,2-40,4h	
Microtus nivalis		7,5-30,2 h^{+}		17,5-48,2h	Kostelecka-Myrcha u. Myrcha 1964
Clethrionomys glareolus		9,1-25,1 h^{+}		17,1-40,2h	
Labormaus	24,8	323-1305 min	173min		Pesserl 1939
"Maus"			180min	8,5 h	Mangold 1950
Hausmaus		298 min^{++}	168min	120 h	Dawson 1972
"Ratte"			390min	120 h	Mangold 1950
Carnivora:					
Nasua nasua			105min	28 h	Honigmann 1936
Felis silvestris			3 h	72 h	Honigmann 1936
Canis lupus			23 h	56 h	Honigmann 1936
Hund			17 h	65 h	Mangold 1950
Perissodactyla:					
Tapirus indicus			43 h	144 h	Honigmann 1936
Pferd			24 h	84 h	Mangold 1950
Artiodactyla:					
Schwein			13 h	96 h	Castle 1957
Schwein			12 h	16 Tage	Mangold 1950
Schaf				12 Tage	Mangold 1950
Rind				18 Tage	Mangold 1950

nicht wesentlich geringer ist als die Gesamtverdauungsdauer. Die längsten vorkommenden Pausen (wobei reversible Hypothermie oder Torpor aufgrund der Untersuchungsbedingungen ausgeschlossen werden können) decken sich ungefähr mit der Durchgangszeit. Das heißt: Zu Beginn einer Aktivitätsphase, nach der Kotabgabe (die, wie ich beobachten konnte, häufig am Anfang eines aktiven Schubs stattfindet), kann der Verdauungstrakt der Etruskerspitzmaus völlig leer sein. Die größeren Arten haben dagegen auch nach längeren Ruhepausen noch einen teilweise gefüllten Darm.

Angaben zur Durchgangsgeschwindigkeit anderer Säuger hat bisher nur MANGOLD (1950) gemacht. Ich referiere hier seine Angaben, wobei ich die Werte für Wiederkäuer (Rind, Kamel, Schaf) weglasse. Die Durchgangsgeschwindigkeit (cm pro Stunde) beträgt:

Pferd	35,7
Schwein	22,9
Kaninchen	4,7
Hund	7,7
Ratte	1,1
Maus	6,4
Fledermaus	3,3.

Die beiden letzten Angaben (Maus und Fledermaus) basieren wahrscheinlich auf den Untersuchungen PESSERL's (1939). Sie hat selbst keine Durchgangsgeschwindigkeiten ausgerechnet, aber Angaben zur Darmlänge und zur Durchgangszeit gemacht. Die von ihr gefundenen Durchgangszeiten hängen (bei Markierung mit Fuchsindiamant und Bariumsulfat) stark von der Futtermenge ab. Legt man der Berechnung der Durchgangsgeschwindigkeit die Mittelwerte der verschiedenen Durchgangszeiten zugrunde, so

resultieren Durchgangsgeschwindigkeiten von 2,5 - 10 cm/h bei der Labormaus, von 2,6 - 4,3 bei der Fledermaus (Myotis myotis). Die übrigen Säugetiere in der Tabelle von MANGOLD sind wahrscheinlich in seinem Institut, also mit gleichen Methoden, untersucht worden. Die hier festgestellten Unterschiede sind also wohl recht zuverlässig.

Das vorliegende Material ist zu gering, um die Grundlage einer ernsthaften Erörterung zu bilden. Immerhin ist festzustellen, daß große Säuger eine hohe, kleine eine 5-10mal geringere Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung haben. Die dicht beieinanderliegenden Befunde bei den Weißzahnspitzmäusen sprechen dafür, daß innerhalb bestimmter Verwandtschaftskreise die Durchgangsgeschwindigkeit konstant und von der Körpergröße unabhängig ist. Ob dies nur innerhalb einer Unterfamilie oder auch für größere taxonomische Einheiten gilt, kann nur durch weitere Untersuchungen geklärt werden.
Aus den Versuchen, bei denen Hausspitzmäuse zu verschiedenen Zeiten nach der Aufnahme farbmarkierten Futters getötet wurden, geht hervor, daß die Verdauungsgeschwindigkeit im Magen-Darm-Kanal nicht gleichmäßig ist: in den cranialen Teilen des Verdauungstrakts ist sie größer als in den caudalen. Gleichzeitig hat der Magen offensichtlich eine Speicherfunktion: er gibt Teilportionen einer einmalig aufgenommenen Nahrungsmenge nacheinander an den Darm ab. Dies Ergebnis stimmt mit dem Befund, daß das Magenvolumen größere Schwankungen aufweist als das Darmvolumen, überein.

Daß der Magen neben seiner Verdauungsfunktion eine Speicherfunktion hat, wird seit langem als für alle Säugetiere gültig angesehen. Ungewöhn-

lich ist, verglichen mit den für Säugetiere allgemein angegebenen Zeiten für die Verweildauer im Magen, daß die Entleerung bei der Hausspitzmaus bereits nach kurzer Zeit einsetzt. Als Mindestaufenthaltsdauer der Nahrung im Magen fand ich für den Menschen, das in dieser Beziehung am besten untersuchte Säugetier, für leichtverdauliche Kost eine Stunde (HALTENORTH 1971) angegeben. Bei Kleinsäugern ist die Dauer der Magenpassage meines Wissens nocht nicht untersucht worden.

Die sehr kurze Magenpassage eines Teils der Nahrung mag für eine im Freiland lebende Spitzmaus wohl biologische Vorteile mit sich bringen. Zwar ist es denkbar, daß wegen der nahezu fehlenden Vorverdauung im Magen die Ausnutzung nicht optimal ist, aber dies spielt wohl, angesichts der sofortigen Verfügbarkeit eines Teils der Nahrungsenergie, eine geringere Rolle.

2.3. Leistungsfähigkeit des Verdauungstrakts, Körpergröße und Energiebedarf

MANGOLD wies schon 1951 darauf hin, das aussagekräftigere Darmlängenbezugsmaß als die Körperlänge sei das Körpergewicht: "Es wäre eine anziehende und vielleicht lohnende Aufgabe, ... die Darmlängen in Relation zur Körpermasse zu setzen; denn diese ist es ja, die vom Darm aus ernährt werden muß."
Der tägliche Energiebedarf von Weißzahnspitzmäusen ist wie der anderer Säuger vom Körpergewicht W abhängig. Zwar sind Grundumsatzmessungen bei Spitzmäusen weder biologisch sinnvoll noch technisch durchführbar (GERAETS 1972, VOGEL 1976), jedoch gilt die Abhängigkeit vom Körpergewicht ebenfalls

für Spontan- oder Aktivumsatzraten. Solche Umsatzraten sind von vielen Autoren untersucht worden: MORRISON u. PEARSON 1946, PEARSON 1948, HAWKINS et al. 1960, PFEIFFER u. GASS 1961, HAWKINS u. JEWELL 1962, BUCKNER 1964, GEBCZYNSKA u. GEBCZYNSKI 1965, DOREMUS 1965, GEBCZYNSKI 1966 u. 1971, DRYDEN et al. 1969 u. 1974, HUNKELER u. HUNKELER 1970, YOUSEF et al. 1971, WEIBEL et al. 1971, GERAETS 1972, NEAL u. LUSTIK 1973, PLATT 1974, BALAKRISHNAN et al. 1974, PERNETTA 1976, VOGEL 1976, FONS u. SICART 1976, NAGEL 1977, BALAKRISHNAN 1977, DRYDEN u. ANDERSON 1978,

VOGEL (1976) errechnete aus eigenen und Meßwerten anderer Autoren Regressionen für Umsatzrate und Körpergewicht bei Soricinen und Crocidurinen: der stündliche Kalorienumsatz beträgt bei Rotzahnspitzmäusen 126 $W^{0,52}$, bei Weißzahnspitzmäusen 43,6 $W^{0,67}$. Der Energiebedarf der Weißzahnspitzmäuse ist danach erheblich niedriger als der der Rotzahnspitzmäuse; ob er auf einem höheren oder auf einem mit anderen Säugern vergleichbaren Niveau liegt, bedarf noch der Klärung. Die Meßergebnisse sind zum Teil widersprüchlich, so bei Suncus etruscus (WEIBEL et al. 1971, GERAETS 1972, FONS u. SICART 1976, NAGEL 1977, GERAETS unpubl.) und bei Suncus murinus (DRYDEN et al. 1974, BALAKRISHNAN et al. 1974, BALAKRISHNAN 1977, DRYDEN u. ANDERSON 1978).
Es ist reizvoll, die Regressionen für solche Darmparameter, die mit dem Körpergewicht korreliert sind, also Darmlänge, Serosafläche, Mucosafläche, Darmvolumen, Darmnettovolumen, Durchgangszeit, mit der Regression für die Umsatzrate zu vergleichen. Da das Gewicht mit dem Volumen mit einem Exponenten von 1, mit der Fläche mit einem Exponenten von 2/3 und mit der Länge mit einem Exponenten von 1/3 wächst,

sind für Länge, Fläche und Volumen unterschiedliche Korrelationen zu erwarten. In der Tat bestätigt sich dies bei den untersuchten Crociduринen. Die Darmlänge nimmt relativ zum Körpergewicht bei den kleinen Arten sehr stark zu (Exponent 0,31), die Darmflächenänderung folgt den Exponenten 0,40 und 0,48, während die Änderung der Darmvolumina von den Exponenten 0,64 und 0,70 bestimmt wird. Es ist hierbei festzustellen, daß das Volumen, also das Fassungsvermögen des Darms für Nahrung, nicht dem Körpergewicht proportional ist, sondern der Umsatzrate, das heißt dem E n e r g i e b e d a r f . Von ihrer Raumkonstruktion her sind also die Därme sowohl der großen als auch der kleinen Arten imstande, dem Energiebedarf des Gesamtorganismus Genüge zu tun.

Nun sagt das Volumen allein noch wenig darüber aus, welche Nahrungsmenge dieser Darm im Verlauf eines Tages zu bewältigen, das heißt zu verdauen und auszunutzen vermag. Diese Leistung, ich bezeichne sie als Tageskapazität, wird bestimmt durch Volumen u n d Durchgangszeit. Mit einer durchschnittlichen Verdauungszeit von etwa eineinhalb Stunden kann die Etruskerspitzmaus ihren Darm im Verlauf von 24 Stunden sechzehnmal füllen und wieder leeren, die Gartenspitzmaus sechs- bis siebenmal, die Hausspitzmaus fünf- bis sechsmal und die Moschusspitzmaus etwas mehr als viermal. Die mögliche Tageskapazität des Darms sieht demnach so aus:

Suncus etruscus	5,6 cm^3
Crocidura suaveolens	6,2 cm^3
Crocidura russula	9,5 cm^3
Suncus murinus	12,2 cm^3

Zum Vergleich referiere ich Angaben über den tatsächlichen täglichen Nahrungsverbrauch dieser

Spitzmäuse, soweit er bisher gemessen wurde. Die Etruskerspitzmaus frißt bei einer Umgebungstemperatur von 20°C täglich 1,7-2,1 g Mehlwürmer (GERAETS 1972), nach FREY u. VOGEL (1979) steigt die Menge bis zu 3,7 g bei Umgebungstemperaturen von 5-8°C. Für die Gartenspitzmaus wurden Nahrungsmengen von 7,4 (HAWKINS u. JEWELL 1962) und 6,2 (PERNETTA 1976) Gramm pro Tag festgestellt. Nach Angaben von BALAKRISHNAN (1977) fressen Moschusspitzmäuse täglich 13-16 g Fleisch bzw. 18-21 g Insekten.

Die errechneten Darmtageskapazitäten, verglichen mit den tatsächlich verzehrten Nahrungsmengen, scheinen im Fall von Gartenspitzmaus und Moschusspitzmaus angemessen, im Fall der Etruskerspitzmaus aber sehr groß zu sein. Nun darf man nicht aus den Augen verlieren, daß es sich hierbei um einen Kann-Wert handelt; ob diese Kapazität auch wirklich ausgenutzt wird, ist eine zweite Frage. Im Falle der Etruskerspitzmaus ist durch die Untersuchungen von VOGEL (1974) und FREY und VOGEL (1979) bekannt, daß sie sowohl spontan als auch durch Futtermangel induziert in reversible Hypothermie (Torpor) zu fallen vermag. VOGEL (1974) betrachtet dies als eine Anpassungserscheinung, die geeignet ist, bei futterknappen Verhältnissen Energie zu sparen. Wir wissen jetzt (FREY u. VOGEL 1979), daß solche Torporphasen sich bis über 41% des ganzen Tages erstrecken können. Ob die Verdauungstätigkeit während des Torpors aussetzt oder ob und wie stark sie verlangsamt wird, ist noch unbekannt. Zumindest ist damit zu rechnen, daß die Verdauungszeit verlängert wird; dann ist die Darmtageskapazität aber geringer als bei ständig wachen Tieren.

Von anderen Weißzahnspitzmäusen einschließlich Suncus murinus ist ebenfalls die Fähigkeit zur reversiblen Hypothermie bekannt (FREY u. VOGEL 1979), nicht aber, wie häufig und unter welchen Bedingungen sie auftritt.

Für die Leistungsfähigkeit des Darms ist neben seiner Nahrungsaufnahmekapazität ausschlaggebend, wie gut der Energiegehalt der Nahrung ausgenutzt werden kann. Der Ausnutzungsgrad der Nahrung, ermittelt durch Vergleich des Energiegehalts von Nahrung und Kot, ist bei drei der vier Arten untersucht worden; er beträgt 89,4% für Insektennahrung bei der Gartenspitzmaus (PERNETTA 1976), 77,8% (Insekten) bzw. 83,6% (Rindfleisch) bei der Moschusspitzmaus (BLAKRISHNAN 1977) und 85-88% (Insekten) bei der Etruskerspitzmaus (GERAETS 1972). Er ist also generell als hoch zu bezeichnen, und es scheint sicher zu sein, daß die kleineren Arten trotz kürzerer Durchgangszeit das aufgenommene Futter keineswegs schlechter ausnutzen.

Bei Ratten fanden FISHER u. PARSONS (1950), daß die Absoptionsrate der Dünndarmschleimhaut für Glucose der Größe der Mucosafläche proportional ist. Ob dies auch für andere Nahrungsabbauprodukte und bei anderen Säugetieren gilt, ist wegen der Seltenheit von Mucosaflächenbestimmungen nicht bekannt. Jedoch ist zu vermuten, daß ein direkter oder indirekter Zusammenhang zwischen der Größe der Mucosafläche und der Höhe der Resorption pro Zeiteinheit besteht.

Bei Säugetieren einschließlich des Menschen bilden sich die ursprünglich im Dickdarm angelegten Zotten noch während der Embryonalentwicklung wieder zurück. Die Auskleidung des gesamten Darms mit Zotten, wie sie bei den untersuchten Spitzmäusen angetroffen wird, ist eine Ausnahme, die sonst nur

bei Chiropteren (SCHULTZ 1968) und Lagomorphen (HARDER 1951) vorkommt. Der Zottenbesatz im Dickdarm [1] legt die Vermutung nahe, seine Funktion gehe über die der Wasserresorption hinaus und ermögliche noch bis unmittelbar vor dem After die Aufnahme von Nährstoffen. Vielleicht ermöglicht dies den Spitzmäusen, ihre Nahrung trotz kurzer Verdauungszeit so gut auszunutzen.
Die Mucosafläche vergrößert sich umso mehr, je dünner und länger und je dichter die Zotten gestellt sind. Limitiert wird die Vergrößerung aber dadurch, daß die einzelnen Parameter sich nicht beliebig und vor allem nicht unabhängig voneinander ändern können.

Dem Zottendurchmesser sind, wie SASS (1939) zeigte, nach unten hin Grenzen gesetzt durch die ihn aufbauenden Elemente. Er berechnete den Mindestdurchmesser einer Hundezotte, bestehend aus zwei Darmepithelschichten, einem Chylusgefäß und zwei Blutkapillaren, mit o,1 mm, wobei Muskelfasern nocht nicht einmal einbezogen waren.
Die Zottenhöhe wiederum kann nicht beliebig wachsen; je länger sie wird, umso mehr an versorgenden Gefäßen und Muskelfasern benötigt die Zotte, was nur mit einer Vergrößerung des Durchmessers zu erreichen ist. Bei proportionaler Vergrößerung aber wird das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen ungünstiger.

---

1) Ich spreche vom Dickdarm, ohne seine Grenze zum Dünndarm festlegen zu können, da die beiden wichtigsten Kriterien, nämlich das Aufhören des Zottenbesatzes und das Vorhandensein eines Blinddarms, hier nicht gegeben sind. Die arterielle Gefäßversorgung ist nach SCHULTZ (1965) wegen ihrer außerordentlichen Variabilität nicht zur Homologisierung von Darmabschnitten heranziehbar.

Die Zottendichte schließlich wird dadurch beschränkt, daß zwischen den ausgestreckten Zotten genügend Raum für den Chymus vorhanden sein muß. Zottenlänge, -durchmesser und -dichte der vier untersuchten Weißzahnspitzmäuse liegen innerhalb der für andere Säugetiere und den Menschen festgestellten Grenzen (MALL 1887, HEIDENHAIN 1888, LINEBACK 1933, PATZELT 1936, VERZAR u. DOUGALL 1936, JAKOBSHAGEN 1937, JAQUOT et al. 1958, HLADIK 1967). Das gleiche gilt für den Faktor der Oberflächenvergrößerung, zu dem Vergleichswerte in der Tabelle 32 zusammengestellt sind. In der Tabelle fehlt MALL (1887); er hat nicht, wie WARREN (1939) und nach ihm andere Autoren angegeben, die Mucosaoberfläche, sondern die Kapillaroberfläche der Dünndarmzotten des Hundes bestimmt. Sieht man von dem Faktor von 23, den HEIDENHAIN (1888) für den Hund angegeben hat und der sicher falsch ist, ab, so liegen die Oberflächenvergrößerungsfaktoren der drei größeren Weißzahnspitzmäuse im mittleren Bereich, der Oberflächenvergrößerungsfaktor im cranialen Darmabschnitt der Etruskerspitzmaus an der oberen Grenze.

Die Sonderstellung der Etruskerspitzmaus, die sich bezüglich der Zottenlänge in den ersten Darmabschnitten und, dadurch bedingt, für den Faktor der Oberflächenvergrößerung gezeigt hat, ist meiner Meinung nach geeignet, trotz der durch die Darmlänge bestimmten, extrem kurzen Verdauungszeit einen hohen Ausnutzungsgrad der Nahrung zu gewährleisten.

Unter den Untersuchungsobjekten von BARRY (1976) befinden sich bei den Rodentiern zwei Artenpaare aus den selben Gattungen: Microtus pennsylvaticus und Microtus ochrogaster, Peromyscus leucopus und Peromyscus maniculatus. Dabei hat je-

Tabelle 32: Zusammenstellung über Faktoren der Oberflächenvergrößerung des Darms (Mucosafläche pro Serosaflächeneinheit) bei Säugetieren

Untersuchungsobjekt	Faktor	Autor	Darmabschnitt
Chiroptera:			
Eptesicus fuscus	9,5 - 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Insectivora:			
Blarina brevicauda	6,4 - 3,9	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Crocidura suaveolens	7,2 - 3,7	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Crocidura russula	6,1 - 3,3	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus etruscus	13,7 - 3,5	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Suncus murinus	7,2 - 2,6	diese Arbeit	6 Darmabschnitte
Primates:			
Microcebus murinus	4 - 5 1,2 - 1,5	Hladik 1967	Duodenum Ileum
Arctocebus calabarensis	4,5 - 5 1,2 - 1,3	Hladik 1967	Duodenum Ileum
Cheirogaleus major	5 - 6	Hladik 1967	Jejunum
Lepilemur mustelinus	6 - 8 2 - 2,5	Hladik 1967	Duodenum Ileum
Cercocebus albigena	4 - 5	Hladik 1967	Duodenum
Mensch	ca. 5	Krause 1879	Ileum
Mensch	6,2	Sass 1939	nicht angegeben
Lagomorpha:			
Kaninchen	17,6	Vintrump 1922 (nach Krogh 1959)	Duodenum
Rodentia:			
Microtus pennsylvanicus	3,7 - 2,6	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Microtus ochrogaster	5,6 - 3,2	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Zapus hudsonius	5,2 - 2,7	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Mus musculus	4,7 - 2,3	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Ratte	6,8	Verzàr u. Dougall 1936	nicht angegeben
Ratte	4 - 6	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Ratte	3,7	Fisher u. Parsons 1950	Duodenum,Jejunum,Ileum
Ratte, lact.	11,3 - 7,7	Boyne et al.1966	Duodenum,Jejunum,Ileum
Ratte, virgin.	7,5 - 6,2	Boyne et al.1966	Duodenum,Jejunum,Ileum
Ratte, juv.	2,5	Permezel u.	Duodenum
	1,9	Webling 1971	Jejunum u. Midgut
	1,3		Ileum
	1,0		Colon
Peromyscus leucopus	5,5 - 2,8	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
P. maniculatus	5,1 - 2,5	Barry 1976	5 Dünndarmabschnitte
Carnivora:			
Katze	12 - 15	Wood 1944	Jejunum, Ileum
Hund	23	Heidenhain 1888	nicht angegeben
Hund	7	Krogh 1959	nicht angegeben
Hund	8,5	Warren 1939	Duodenum,mittleres Jejunum, oberes, mittleres und unteres Ileum

weils die kleinere Art (Microtus ochrogaster, Peromyscus leucopus), verglichen mit der größeren Art der gleichen Gattung, den größeren Oberflächenvergrößerungsfaktor.

Dieser Befund stützt die Hypothese, innerhalb eines engen Verwandtschaftskreises könne bei abnehmender Körpergröße durch Vergrößerung der relativen Mucosafläche die Leistungsfähigkeit des Darms erhöht und dadurch das gesteigerte relative Energiebedürfnis gesichert werden.

E) Zusammenfassung

1. An vier Arten von Weißzahnspitzmäusen (Mammalia: Soricidae, Crocidurinae) (Crocidura russula, C. suaveolens, Suncus murinus, S. etruscus) mit Körpergewichten von 2 - 46 Gramm wurden morphologische und physiologische Parameter des Verdauungstrakts untersucht mit dem Ziel, festzustellen, ob Unterschiede in Bau und Leistung des Magen-Darm-Trakts erkennbar sind und in welcher Weise sie mit der Körpergröße korrelieren. Ergänzend wurden Verhaltensbeobachtungen durchgeführt.

2. Reproduzierbare Präparationsmethoden zur Darmlängenmessung, Techniken der Oberflächenbestimmung der Darmmucosa und Methoden zur Bestimmung der Durchgangszeit wurden erprobt und werden diskutiert.

3. Cardia-, Fundus- und Pylorusdrüsen sind im Magen von Crocidura russula etwa um die Hälfte länger als bei Suncus etruscus; die Drüsendichte ist bei Suncus etruscus für Cardia und Fundus signifikant höher als bei Crocidura russula.

4. Der einfach gebaute, blinddarmlose Darm verengt sich von cranial nach caudal. Er weist bei allen vier Arten fingerförmige Zotten auf seiner ganzen Länge bis zum After auf. Es ergibt sich kein Hinweis zur Festlegung einer Grenze zwischen Dünn- und Dickdarm.

5. Die Darmlänge beträgt bei den Suncus-Arten ungefähr das Doppelte, bei den Crocidura-Arten etwa das Zweieinhalbfache der Körperlänge. Das Verhältnis Darmlänge : Körpergewicht nimmt bei steigender Körpergröße deutlich ab.

6. Die Zottenlänge verringert sich kontinuierlich vom cranialen zum caudalen Teil des Darms. Zottenmaße und -dichte liegen innerhalb der für andere Säugetiere festgestellten Grenzen. Bei Suncus etruscus ist die Zottenlänge signifikant höher als bei den anderen Arten. Zur Berechnung von Oberfläche und Volumen der Zotten wird das Modell eines Rotationsparaboloids zugrundegelegt.

7. Der Faktor der Oberflächenvergrößerung der Darmmucosa gegenüber der Serosafläche ist bei Suncus etruscus höher als bei den anderen Arten, für die sich keine Beziehung dieses Faktors zum Körpergewicht feststellen läßt.

8. Von den morphologischen Parametern des Darms sind Darmlänge, Darmdurchmesser, Darmwanddicke, Serosafläche, Mucosafläche, Darmvolumen, Darmnettovolumen und Anzahl Peyerscher Platten deutlich mit dem Körpergewicht korreliert. Für Längen-, Flächen- und Volumenmaße berechnete Regressionen zeigen, daß die Darmvolumina der Umsatzrate proportional sind.

9. Die Wanderungsgeschwindigkeit von Nahrungsbrei im Magen-Darm-Trakt von Crocidura russula nimmt von cranial nach caudal ab.

10. Die Durchgangszeit der Nahrung durch den Verdauungstrakt ist signifikant mit dem Körpergewicht korreliert; sie liegt zwischen durchschnittlich eineinhalb Stunden (Suncus etruscus) und fünfeinhalb Stunden (Suncus murinus). Für Suncus etruscus ist eine Beziehung zwischen Druchgangszeit und Aktivitätsrhythmus festzustellen.

11. Die mittlere Durchgangsgeschwindigkeit der Nahrung durch den Verdauungstrakt ist für alle unter-

suchten Arten etwa gleich hoch. Damit ist die Durchgangszeit direkt durch die Darmlänge bestimmt.

12. Die Kotfrequenz ist bei Suncus etruscus deutlich höher als bei den anderen Arten.

13. Beobachtungsergebnisse zum Verhalten bei der Überwältigung von Beutetieren sprechen für das Vorhandensein einer toxischen Komponente im Speichel, zumindest bei den Suncus-Arten.

14. Bei drei der vier untersuchten Arten wird ein bisher nicht beschriebener Verhaltenskomplex beobachtet: das Wiederkauen von hochgewürgtem Futterbrei.

15. Enddarmlecken tritt bei allen untersuchten Arten auf; der Begriff "Koprophagie" wird diskutiert.

16. Insgesamt läßt sich die Frage nach Korrelationen zwischen morphologischen und physiologischen Parametern des Verdauungstrakts und Körpergröße bejahen. Gleichzeitig zeigt sich bezüglich einiger Parameter eine Sonderstellung für die Etruskerspitzmaus, eines der kleinsten vorkommenden Säugetiere.

F. Zitierte Literatur

Ärnbäck-Christie-Linde, A. (1907): Der Bau der Soriciden und ihre Beziehungen zu anderen Säugetieren. I. Morph. Jb. 36, 463-514.

Babák, E. (1906): Experimentelle Untersuchungen über die Variabilität der Verdauungsröhre. - Arch. f. Entwicklungsmechanik 21, 611-702.

Balakrishnan, M., K.M. Alexander u. Nair, G.N.A. (1972): A report on the physiology of the musk shrew, Suncus murinus viridescens. - Proc. XVII Ann. Conf. Ass. Phys. Pharmacol. India (Trivandrum), p.65.

Balakrishnan, M. Nair, G.N.A. u. K.M. Alexander (1974): A study on some aspects of the physiology of the Indian musk shrew, Suncus murinus viridescens (Blyth). J. Anim. Morphol. Physiol. 21, 98-106.

Balakrishnan, M. (1977): Feeding behaviour, food motivation and food utilization of the Indian Musk Shrew, Suncus murinus viridescens (Blyth). - In: S. Subrahmanyam (Ed.): Neurohumoral Correlates of Behaviour, Thomson Press, Faridabad, 175-185

Barry, R.E., Jr. (1976): Mucosal surface area and villous morphology of the small intestine of small mammals: functional interpretations. - J. Mammal. 57, 273-290.

Barry, R.E., Jr. (1977): Length and absorptive surface area apportionment of segments of the hindgut for eight species of small mammals. - J. Mammal. 58, 419-420.

Boyne, R., B.F. Fell u. I. Robb (1966): The surface area of the intestinal mucosa in lactating rat. - J. Physiol. 183, 570-575.

Buckner, C.H. (1964): Metabolism, food capacity, and feeding behaviour in four species of shrews. - Canadian J. Zool. 42, 259-279

Clarke, R.M. (1970): Mucosal architecture and epithelial cell production rate in the small intestine of the albino rat. - J. Anat. 107, 519-529.

Crampe, H. (1872): Vergleichende Untersuchungen über das Variieren in der Darmlänge und in der Größe der Darmschleimhautfläche bei Tieren einer Art. - Arch. f. Anat. Phys. u. Wissensch. Med., 659-723.

Crowcroft, P. (1957): The Life of the Shrew. - Max Reinhardt, London.

Cuvier, G. (1805): Lecons d'Anatomie Comparée. - Crochard, Paris.

Dawson, N.J. (1972): Rate of passage of a non-absorbable marker through the gastro-intestinal tract of the mouse (Mus musculus). - Comp. Biochem. Physiol. 41, 877-881.

Doremus, H.M. (1965): Heart rate, temperature and respiration rate of the short-tailed shrew in captivity. - J. Mammal. 46, 424-425.

Dryden, G.L. (1968): Growth and development of Suncus murinus in captivity on Guam. - J. Mammal. 49, 51-62.

Dryden, G.L., Baumann, T.R., Conaway, C.H. u. R.R. Anderson (1969): Thyroid hormone secretion rate and biological half-life ($t_{1/2}$) of L-thyroxine ^{-131}I in the musk shrews (Suncus murinus). Gen. Comp. Endocrinol., 12, 536-540.

Dryden, G.L. u. C.H. Conaway (1970): Anal tonsils of soricids. - J. Mammal. 51, 382-384.

Dryden, G.L. u. J.M. Ross (1971): Enhanced growth and development of captive musk shrews, Suncus murinus, on an improved diet. - Growth 35, 311-325

Dryden, G.L., Gebczynski, M. u. E.L. Douglas (1974): Oxygen consumption by nursling and adult musk shrews. Acta Theriol. 19, 453-461.

Dryden, G.L. u. R.R. Anderson (1978): Milk composition and its relation to growth rate in the musk shrew, Suncus murinus. - Comp. Biochem. Physiol. 60 A, 213-216.

Eisentraut, M. (1957): Der Wärmehaushalt der Tiere. - Universitas 12, 281-287.

Fisher, R.B. u. D.S. Parsons (1950): The gradient of mucosal surface area in the small intestine of the rat. - J. Anat. 84, 272-282.

Fons, R. (1972): La musaraigne musette, Crocidura russula (Hermann, 1780). - Science et Nature 112, 23-28.

Fons, R. u. R. Sicart (1976): Contribution à la connaissance du métabolisme énergique chez deux Cricidurinae: Suncus etruscus (Savi, 1822) et Crocidura rssula (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae). - Mammalia 40, 299-311.

Frey, H. u. P. Vogel (1979): Etude de la torpeur chez Suncus etruscus (Savi, 1822) (Soricidae, Insectivora) en captivité. - Rev. suisse Zool. 86, 23-26.

Gebczynska, Z. u. M. Gebczynski (1963): Oxygen consumption in two species of water-shrews. - Acta Theriol. 10, 209-214.

Gebczynska, Z. u. M. Gebczynski (1971): Length and weight of the alimentary tract of the root vole. - Acta Theriol. 61, 359-369.

Gebczynski, M. (1966): Altersvariabilität des Metabolismus und der Aktivität bei Sorex araneus L. - Lynx 6, 41-44.

Geraets, A. (1972): Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei Suncus etruscus. - Bonn. zool. Beitr. 23, 181-196.

Geraets, A. (1978): Wiederkauen und Enddarmlecken bei Spitzmäusen. - Säugetierk. Mitt. 26, 127-131.

Gill, J. u. H. Bieguszewski (1960): Die Durchgangszeiten der Nahrung durch den Verdauungstrakt der Nutria, Myocastor coypus Molina 1782. - Acta Theriol. 4, 11-26.

Gilmore, D.P. (1970): The rate of passage of food in the Brush-tailed possum, Trichosurus vulpecula. - Austr. J. biol. Sci. 23, 515-518.

Gorgas, M. (1967): Vergleichend-anatomische Untersuchungen am Magen-Darm-Kanal der Sciuromorpha, Hystricomorpha und Caviomorpha (Rodentia). Eine Studie über den Einfluß von Phylogenie, Spezialisation und funktioneller Adaptation auf den Säugetierdarm. - Z. wiss. Zool. 175, 237-404.

Grassé, P.-P. (1955): Traité de Zoologie. - Band XVII/2, Mammifères. Paris.

Haltenorth, Th. (1971-1973): Klasse Mammalia, Säugetiere. - In: Bertalanffy, L.von u.F. Gessner (Hrsg.): Handbuch der Biologie, Lieferung 231-238 (1971) u. Lieferung 239-241 (1973). Akad. Verl. ges. Frankfurt/Main.

Harder, W. (1951): Zur Gliederung des Enddarms der Nagetiere. - Verh. Anat. Ges. Kiel 1950, 235-238.

Harder, W. (1951): Studien am Darm von Wild- und Haustieren. - Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 116, 27-51.

Hawkins, A.E., P.A. Jewell u. G. Tomlinson (1960): The metabolism of some British shrews. - Proc. Zool. Soc. Lond. 135, 99-103.

Hawkins, A.E. u. P.A. Jewell (1962): Food consumption and energy requirements of captive British shrews and the mole. - Proc. Zool. Soc. Lond. 138, 137-155.

Heidenhain, R. (1888): Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarm-Schleimhaut. - Pflügers Arch. f. d. Ges. Physiol. 43 (Suppl.), 1-103.

Hesse, R. u. F. Doflein (1910): Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. 2 Bd. Leipzig & Berlin.

Hladik, C.M. (1967): Surface relative du tractus digestif de quelques Primates. Morphologie des villosités intestinales et corrélations avec le régime alimentaire. - Mammalia 31, 120-147.

Holmgren, H. (1944): Beitrag zur Kenntnis des Magen-Darmkanals und verschiedener Organe unter dem Einfluß verschiedenartiger Nahrung. - Acta Zool. 25, 169-191.

Hunkeler, C. u. P. Hunkeler (1970): Besoins énergétiques de quelques Crocidures (Insectivores) de Côte d'Ivoire. - La Terre et la Vie 24, 449-456.

Hutterer, R. (1976): Deskriptive und vergleichende Verhaltensstudien an der Zwergspitzmaus, Sorex minutus L., und der Waldspitzmaus, Sorex araneus L. - Diss. Univ. Wien (unpubl.), 1-318.

Jakobshagen, E. (1937): Mittel- und Enddarm. Rumpfdarm. - In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch (Hrsg.): Hdb. d. vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III, Berlin u. Wien.

Klatt, B. (1919): Zur Methodik vergleichender metrischer Untersuchungen, besonders des Herzgewichtes. - Biol. Zentralblatt 39, 406-421.

Kostelecka-Myrcha, A. u. A. Myrcha (1964): Rate of passage of foodstuffs through the alimentary tract of Neomys fodiens (Pennant, 1771) under laboratory conditions. - Acta Theriol. 9, 371-373.

Kostelecka-Myrcha, A. u. A. Myrcha (1965): Effect of the kind of indicator on the results of the rate of passage of foodstuffs through the alimentary tract. - Acta Theriol. 10, 229-242.

Krause, W. (1879): Specielle und macroscopische Anatomie in C.F.D. Krause's Handbuch der menschlichen Anatomie. - Bd. $2\frac{3}{}$, 439-475.

Krogh, A. (1959): The Anatomie and Physiology of the Capillaries. - New York.

Lawrence, B. (1945): Brief comparison of short-tailed shrew and reptile poisons. - J. Mammal. 26, 393-396.

Lenkeit, W. u. R. Habeck (1930): Zur Bestimmung der Durchgangszeit der Nahrung durch den Verdauungskanal verschiedener Tiere. - Arch. f. Tierernährung u. Tierzucht 2, 517-528.

Loxton, R.G., D. Raffaelli u. M. Begon (1975): Coprophagy and the diurnal cycle of the common shrew (Sorex araneus). - J. Zool. (Lond.) 177, 449-453.

Magnan, A. (1912): La surface de l'intestin chez les Mammifères. - C. R. Acad. Sci. 154, 301-302.

Mall, J.P. (1887): Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. - Abh. d. math.-phys. Classe d. Königl. Sächsischen Ges. d. Wiss. XIV, 153-189.

Mangold, E. (1950): Verdauung bei Nutztieren. - Berlin.

Mangold, E. (1951): Darmlänge, Durchgangszeit und Durchgangsgeschwindigkeit. - Sitz. Ber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. med. Wiss. 1950-1951.

Morrison, P.R. u. O.P. Pearson (1946): The metabolism of a very small mammal. - Science 104, 287-289.

Myrcha, A. (1964): Variations in the length and weight of the alimentary tract of Clethrionomus glareolus (Schreber, 1780). - Acta Theriol. 9, 139-148.

Myrcha, A. (1967): Comparative studies on the morphology of the stomach in the Insectivora. - Acta Theriol. 12, 233-244.

Nagel, A. (1977): Torpor in the European white-toothed shrews. Experientia 33, 1455-1456.

Neal, C.M. u. S.J. Lustick (1973): Energetique and evaporative water loss in the short-tailed shrew Blarina brevicauda. - Phys. Zool. 46, 180-185.

Ortmann, R. (1960): Die Analregion der Säugetiere. - In: Kükenthal (Hrsg.): Handbuch der Zoologie, Bd.8, Lieferung 26, Beitrag 3 (7), 1-68.

Patzelt, V. (1936): Der Darm. - In: Möllendorf, W.v. (Hrsg.): Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. V/3, 1-448. Berlin.

Pearson, O.P. (1942): On the cause and nature of a poisonous action produced by the bite of a shrew (Blarina brevicauda). - J. Mammal. 23, 159.

Pearson, O.P. (1948): Metabolism of small mammals, with remarks on the lower limit of mammalian size. - Science 108, 44.

Pearson, O.P. (1950): The submaxillary glands of shrews. - Anat. Rec. 107, 161-168.

Permezel, N.C. u. D.D.A. Webling (1971): The length and mucosal surface area of the small and large gut in young rats. - J. Anat. 108, 295-296.

Pernetta, .(1976): Bioenergetics of British shrews in grassland. Acta Theriol. 21, 481-497.

Pernkopf, E. (1937): Die Vergleichung der verschiedenen Formtypen des Vorderdarmes bei den einzelnen Klassen der Kranioten. - In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III, 477-562. Berlin und Wien.

Pernkopf, E. u. J. Lehner (1937): Vergleichende Beschreibung des Vorderdarmes bei den einzelnen Klassen der Kranioten. - In: Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch (Hrsg.): Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Bd. III, 349-376. Berlin und Wien.

Pesserl, A. (1939): Beziehung zwischen Bau des Darmtrakts, Auswertung der Nahrung und Flugvermögen bei Wirbeltieren. - Z. vergl. Phys. 27, 251-274.

Pfeiffer, C.J. (1968): Intestinal villous morphology. - Postgrad. Med. 43, 215-221.

Pucek, M. (1957): Die toxische Wirkung der Glandulae submaxillaris bei Nomys fodiens Schreb. - Bull. Acad. Pol. Sci. 5, 301-306.

Pucek, M. (1968): Chemistry and pharmacology of insectivore venoms. - In: Bücherl, W. et al. (Hrsg.): Venomous Animals and their venoms, 43-50. Academic Press, New York.

Sass, G. (1939): Über die Bedeutung der Zottengröße in den Maßverhältnissen des Dünndarms. - Anat. Anz. 46, Erg.H., 410-415.

Skarén, U. (1978): Feeding Behaviour, coprophagy and passage of foodstuffs in a captive least Shrew. - Acta Theriol. 23, 131-140.

Schaffer, J. (1908): Zur Histologie der Unterkieferspeicheldrüsen bei Insektivoren. - Z. Wiss. Zool. 89, A, 1-30.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere. - Berlin und Wien.

Schultz, W. (1965): Studien über den Magen-Darm-Kanal der Chiropteren. Ein Beitrag zum Problem der Homologisierung von Abschnitten des Säugetierdarms. - Z. Wiss. Zool. 171, 239-391.

Schultz, W. (1968): Über Besonderheiten des Darmkanals der Monotremen. - Verh. Dt. Zool. Ges. 1967 in Heidelberg, 177-192.

Schultz, W. (1970): Einige Bemerkungen zum Bau des Verdauungstraktes und der systematischen Stellung des Spitzzahnflughundes, Harpionycteris whiteheadi Thomas, 1896 (Megachiroptera). - Z. Säugetierk. 35, 81-89.

Stine, C.J. u. G.L. Dryden (1977): Lip-licking behavior in captive musk shrews, Suncus murinus. - Behaviour 62, 298-313.

Verzar, F. u. E.J. McDougall (1936): Absorption from the intestine. - Longmans, Green u. Co., London.

Vogel, P. (1974): Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus (Suncus etruscus, Soricidae, Insectivora). - Z. Säugetierk. 39, 78-88.

Vogel, P. (1976): Energy consumption of European and African shrews. Acta Theriol. 21, 195-206.

Wadhera, Ch. u. S. Sivaram (1971): Histological characteristics of the salivary glands of the house shrew, Suncus murinus. - Proc. Sess. Indian Sci. Congress Ass. (Calcutta), 619-620.

Warren, R. (1939): Serosal and mucosal dimensions at different levels of the dog's small intestine. - Anat. Rec. 75, 427-437.

Weber, M. (1927): Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. - Jena.

Weibel, E.R., P.H. Burri u. H. Claassen (1971): The gas exchange apparatus of the smallest mammal: Suncus etruscus. - Experientia 27, 724.

Wood, H.O. (1944): The surface area of the intestinal mucosa in the rat and in the cat. - J. Anat. 78, 103-105.

Yousef, M.K., R.R.J. Chaffee u. H.D. Johnson (1971): Oxygen consumption of three shrews: effects of ambient temperatures. - Comp. Biochem Physiol. 38, 709-712.

Gewidmet meiner Großmutter, Frau Irmgard Isemann, geborene Langenbeck, der ich viel von meiner Liebe zur Biologie verdanke

Danksagung

Ohne Hilfe und Unterstützung wäre die Durchführung dieser Arbeit nicht möglich gewesen. Die Moschusspitzmäuse verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. G.L. Dryden, Slippery Rock State College, U.S.A., der mir sechs Tiere aus seiner langjährigen Zuchtkolonie schickte. Herr Prof. P. Vogel, Lausanne, stellte mir vier lebende und drei fixierte Etruskerspitzmäuse aus seiner Zucht zur Verfügung. Beiden danke ich sehr herzlich für diese Hilfe.

Herr Prof. Dr. J. Niethammer regte die Untersuchung des Themas an; ich danke ihm für seine stete Unterstützung und Ermutigung im Verlauf der Arbeit. Mein Dank gilt auch dem Rat und der Anteilnahme von Dr. R. Hutterer vom Museum Alexander Koenig, Bonn.

Lebenslauf

Name	Adelheid Geraets, geborene Langenbeck
geboren am	4.1.1944
in	Straßburg
Nationalität	deutsch
Familienstand	geschieden
von 1951 bis 1954	Volksschule in Süchteln
von 1954 bis 1964	Mädchenlyceum in Mülhausen und Neusprachliches Mädchengymnasium in Rheydt
3.3.1964	Abitur
von SS 1964 bis SS 1965	Biologiestudium an der Universität Freiburg/Brsg.
von WS 1965/66 bis WS 1971/72	Fortführung des Biologiestudiums an der Universität Bonn
29.10.1971	Diplomprüfung Biologie Diplomarbeit zum Thema "Aktivitätsmuster und Nahrungsbedarf bei Suncus etruscus"
1.10.1971 bis 30.9.1974	Verwalter einer Wissenschaftlichen Assistentenstelle im Fach Biologie an der Gesamthochschule Siegen
ab Oktober 1974	Doktorand der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn im Fach Zoologie
1.9.1977 bis 28.2.1979	Referendardienst für das Lehramt am Gymnasium am Bezirksseminar Bonn II
8.3.1979	Zweite Staatsprüfung für das Lehramt am Gymnasium